ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE

ET GÉNERALE

ARCHIVES

DE

ZOOLOGIE EXPERIMENTALE

ET GÉNÉRALE

HISTOIRE NATURELLE — MORPHOLOGIE — HISTOLOGIE
ÉVOLUTION DES ANIMAUX

FONDÉES PAR

HENRI de LACAZE-DUTHIERS

PUBLIÉES SOUS LA DIRECTION DE

G. PRUVOT
PROFESSEUR-ADJOINT A LA SORBONNE
DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

ET

E.-G. RACOVITZA
DOCTEUR ÈS-SCIENCES
SOUS-DIRECTEUR DU LABORATOIRE ARAGO

QUATRIÈME SÉRIE

TOME DIXIÈME

PARIS
LIBRAIRIE ALBERT SCHULZ
3, PLACE DE LA SORBONNE, 3

Tous droits réservés

1909

TABLE DES MATIÈRES

du tome dixième et dernier de la quatrième série

(675 pages, XVIII planches, 131 figures)

Fascicule 1

(Paru le 25 Janvier 1909)

P. Marais de Beauchamp. — Recherches sur les Rotifères. Les formations tégumentaires et l'appareil digestif (avec 60 fig. dans le texte et pl. I à IX). 1

Fascicule 2

(Paru le 10 Février 1909)

E. Hesse. — Quelques particularités de la spermatogénèse chez les Oligochètes (avec pl. X et XI) 411

Fascicule 3

(Paru le 10 Mars 1909)

L. Roule. — Étude sur les formes premières de la Notocorde et sur les affinités naturelles des Cordés (avec 10 fig. dans le texte et pl. XII à XV). 447

Fascicule 4

(Paru le 28 Avril 1909)

Ch.-E. François-Franck. — Études critiques et expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles.—II. Lacertiens fissilingues (Lézard ocellé) (avec 61 fig dans le texte). 547

Fascicule 5

(Paru le 28 Avril 1909)

Ch Gravier. — Annelides polychètes recueillis à Payta (Pérou) par M. le Dr Rivet, membre de la mission géodésique de l'Equateur (avec pl XVI à XVIII) 617

17997

TABLE DES MATIÈRES

Index alphabétique des matières 661

Index alphabétique des matières des dix volumes de la quatrième série 663

Fontenay-aux-Roses (Seine). — Imp. L. Bellenand

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
4e Série, Tome X, p. 1-410, pl. I. à IX.
25 Janvier 1909

RECHERCHES SUR LES ROTIFÈRES :

LES FORMATIONS TÉGUMENTAIRES ET L'APPAREIL DIGESTIF

PAR

PAUL MARAIS DE BEAUCHAMP

Préparateur à la Faculté des Sciences de Paris.

TABLE DES MATIÈRES

Pages

AVANT-PROPOS 2

PREMIÈRE PARTIE : INTRODUCTION A L'ÉTUDE DES ROTIFÈRES 7

I. Aperçu historique sur la bibliographie du groupe et spécialement de sa classification 7

II. Rapports mutuels des familles et des genres de Rotifères 18

III. Les Rotifères dans leurs rapports avec les autres groupes zoologiques 40

IV. Les Rotifères dans leurs rapports avec les milieux physiques et les autres êtres vivants 59

V. Méthodes d'investigation 72

Liste et synonymie essentielle des espèces citées dans les seconde et troisième parties 80

DEUXIÈME PARTIE : LES FORMATIONS TÉGUMENTAIRES .....

A. — Le tégument et les glandes du pied .....

I. Le tégument chez les Ploïmes ; la lorica et ses réactions 89

II. Les glandes du pied dans la série des Ploïmes 98

III. Le tégument, le pied et le fourreau chez les Rhizotes 105

IV. Les glandes du pied chez les Bdelloïdes et Seisoniens 112

B. — La couronne et l'appareil rétro-cérébral .....

V. La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* 116

VI. La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Euchlanis dilatata* 124

VII. La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Diurella stylata* 133

VIII. La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Hydatina senta* 135

IX. La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Synchæta oblonga* 143

X. La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Pterodina clypeata* 144

XI. La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Stephanoceros fimbriatus* 146

XII. L'évolution de la cillation dans la série des Rotifères 154

XIII. L'appareil rétro-cérébral dans les diverses familles de Rotifères 156
TROISIÈME PARTIE : L'APPAREIL DIGESTIF .....
A. — *Le mastax* 176
I. Le type moyen (malléé).— 1° *Hydatina senta.*— 2° *Brachionus pala.*— 3° *Euchlanis deflexa* 178
II. L'évolution vers le type suceur (virgé). — 1° *Notommata* (*Copeus*) *copeus.* — 2° *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus.* — 3° Les différentes formes du mastax virgé normal. — 4° *Seison annulatus.* — 5° *Rattulus bicristatus* et les Rattulidés. — 6° *Cathypna luna.* — 7° *Microcodon clavus.* — 8° *Synchæta pectinata* et *Plœsoma Hudsoni* 195
III. L'évolution vers le premier type préhenseur (forcipé). — 1° *Eosphora digitata.* — 2° *Diglena forcipata.* — 3° *Taphrocampa Saundersæ* et formes voisines 219
IV. L'évolution vers le second type préhenseur (incudé). — 1° *Triphylus lacustris.* — 2° *Asplanchna amphora* et formes voisines 228
V. L'évolution vers le type broyeur (ramé). — 1° *Melicerta ringens.* — 2° *Callidina socialis.* — 3° *Microdina paradoxa* 240
VI. L'évolution vers le type dilacérateur (unciné). — 1° *Stephanoceros fimbriatus* et les Flosculaires. — 2° *Apsilus lentiformis* 252
VII. L'évolution générale du mastax, son origine et ses adaptations 259
B. — *L'œsophage, l'estomac et l'intestin* .....
VIII. L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez *Hydatina senta.* — 1° Anatomie. — 2° Physiologie. 281
IX. L'œsophage, l'estomac et l'intestin dans le genre *Euchlanis.* — 1° *Euchlanis dilatata.* — 2° *Euchlanis deflexa* et *E. piriformis* 325
X. L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez *Notommata* (*Copeus*) *copeus* et *N.* (*Copeus*) *pseudocerberus* 334
XI. L'estomac d'*Eosphora aurita* et la présence de Zoochlorelles chez les Rotifères 338
XII. L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez *Triphylus lacustris* 341
XIII. L'œsophage et l'estomac chez *Asplanchna amphora* et *Asplanchnopus multiceps* 343
XIV. L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez les Rhizotes. — 1° *Melicerta ringens.* — 2° *Stephanoceros fimbriatus* 346
XV. L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez *Seison annulatus* 352
XVI. L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez *Callidina socialis* 355
XVII. L'ensemble du tube digestif dans la série des Rotifères ; le tube digestif des mâles 360
XVIII. La digestion et l'excrétion intestinale chez les Rotifères ; comparaison avec les divers groupes d'Invertébrés 369
APPENDICE : Quelques remarques sur les colorations vitales 376
CONCLUSIONS 382
Index bibliographique 391
Liste des abréviations employées dans les figures. — Explication des planches 403

AVANT-PROPOS

Quand, il y a un peu plus de trois ans, je conçus l'idée du présent travail, c'était, comme il arrive en général, sur un plan beaucoup plus vaste : il devait comprendre tous les organes de la nutrition (absorption, secrétion, excrétion), chez les Roti-

fères, et j'espérais en débrouiller l'histo-physiologie en profitant des facilités qu'offrent pour cela les petits organismes transparents, qu'on n'a guère encore employés dans ce but, et qui permettent l'étude parallèle sur les coupes et sur le vivant. Des considérations de temps et d'espace m'ont contraint à le limiter à la description des téguments avec les différents organes ciliaires et glandulaires qui en dérivent et du tube digestif avec ses diverses subdivisions. Encore n'ai-je point pu développer également le sujet dans toutes ses parties, et, vu l'importance prise par la simple morphologie où il restait beaucoup à faire, j'ai dû laisser à l'état d'ébauche la partie physiologique, sauf en ce qui concerne les fonctions de l'estomac, qu'encore n'ai-je pu approfondir autant que je l'aurais voulu. Si j'ai commencé par les organes déjà énumérés, l'étude de l'anatomie des Rotifères, c'est que les formations tégumentaires, en première ligne l'appareil rotateur, et le tube digestif, surtout le mastax, sont les organes les plus variables dans le groupe, les plus utiles par conséquent dans la classification, et surtout ceux dont les variations sont le mieux coordonnées entr'elles et avec les conditions de vie de l'animal qui retentissent immédiatement sur eux. Il en résulte qu'avec leur étude je pourrai donner ici une idée générale du groupe et de son évolution, ce que je n'aurais pu faire, par exemple, avec l'appareil excréteur et le système nerveux.

La méthode de l'exposé qui remplit les deuxième et troisième parties est celle de l'Anatomie comparée : chaque organe important est décrit d'abord avec détail chez un certain nombre de formes principales, puis un chapitre est consacré à retracer son évolution dans toute la série. Cette méthode a de grands avantages sur celle qui consisterait à présenter un certain nombre de monographies de types : elle permet de faire abstraction momentanée des autres appareils de l'organisme dont l'étude m'aurait entraîné bien loin, elle permet surtout de tenir compte de toutes les variations de l'organe dans une série de petites formes jusqu'ici peu étudiées, qui jettent souvent la lumière

la plus vive sur l'interprétation de celles auxquelles on s'adresse en général pour des raisons pratiques. Beaucoup de points dans l'anatomie des Rotifères, par exemple la nature et l'importance de l'organe rétro-cérébral, ont été jusqu'ici méconnus parce que l'étude avec les méthodes modernes s'était limitée à un très petit nombre de formes appartenant presque toutes aux deux groupes très spécialisés des Bdelloïdes et des Rhizotes.

Cette méthode a d'autre part un inconvénient grave : elle suppose de la part du lecteur une connaissance préalable assez approfondie de la classification des Rotifères, de leurs genres principaux et de leurs affinités mutuelles, qu'on n'acquiert pas dans les traités généraux de Zoologie et qu'il serait même fort difficile d'extraire des ouvrages spéciaux. J'ai donc fait précéder les descriptions anatomiques d'une première partie où se trouve d'abord un exposé historique mettant en relief les variations de la classification et les courants successifs qui ont prévalu dans la littérature grâce à l'emploi de méthodes diverses ; — puis un court exposé systématique qui s'attache moins à établir des groupes bien tranchés qu'à montrer le rapport mutuel des différentes formes, leur dérivation probable et leurs adaptations. De cette étude on ne pouvait évidemment séparer celle des rapports des Rotifères avec les conditions de milieu, sans laquelle systématique et anatomie ne sont qu'une description sèche et stérile, ni celle de leurs rapports avec les autres groupes voisins. Un exposé technique assez détaillé vu la spécialisation des méthodes termine la première partie.

Ce plan est passible de critiques assez graves, mais je crois pouvoir dire qu'il était celui qui avait le moins d'inconvénients : il est certain que pour exposer mes idées sur la classification ou la position systématique des Rotifères, il me faudra parfois anticiper sur les résultats exposés dans les deux dernières parties. Mais comme je me baserai surtout, en dehors des travaux antérieurs, sur mon mémoire déjà publié (**1907***a*) sur l'organe rotateur, ou sur des observations personnelles ne rentrant pas dans leur cadre, l'objection est minime. D'ailleurs, donner les

considérations phylogéniques comme conclusion était leur attribuer une importance qu'elles n'ont pas dans mon esprit. Sans doute aussi, il est fâcheux de scinder l'étude du tube digestif du même animal en deux parties assez éloignées l'une de l'autre : mais une étude comme celle du mastax devait être faite d'ensemble dans toute la série sans intercalation de descriptions d'autres organes, sous peine d'être inintelligible. Je me suis efforcé dans mes résumés généraux et mes conclusions de remettre toutes choses en place.

Une étude embryologique aurait été fort désirable pour confirmer les résultats donnés par l'Anatomie comparée sur le mastax et l'appareil rétro-cérébral notamment ; mais cette étude chez les Rotifères se heurte à tant de difficultés pratiques qu'il était vraiment impossible de l'entreprendre comme accessoire et pour des vérifications de détail.

Enfin la préface d'une étude d'Anatomie comparée sur un groupe peu étudié est en général une revision systématique des genres et espèces qui permet d'avancer sur un terrain solide et d'user d'une nomenclature qui ne risque pas d'être gravement modifiée par la suite. Mais pour les Rotifères, une semblable revision peut difficilement être l'œuvre d'un seul homme et constituerait un travail beaucoup plus long que le présent. De plus, elle est elle-même conditionnée par une étude anatomique préalable. Je me suis donc borné à donner à la fin de la première partie la liste de toutes les espèces citées par moi dans cet ouvrage, avec la nomenclature communément usitée pour les familles qui n'ont fait l'objet d'aucune revision récente et la synonymie essentielle, liste à laquelle je prie le lecteur de se reporter avant de consulter les auteurs cités, car tout autre qu'un spécialiste ne pourrait se douter qu'*Asplanchnopus multiceps* (Schrank) est décrit par Leydig et Plate sous le nom de *Notommata* ou *Asplanchna myrmeleo* Ehrenberg. Je ne suis pas revenu davantage sur le point de vue faunistique auquel j'ai déjà consacré plusieurs notes (**1905***b* et **1907***e*).

Il me reste avant de clore cette introduction un devoir

à remplir, c'est de m'acquitter envers les personnes qui ont à un titre quelconque contribué à l'élaboration de ce travail, et, en premier lieu, envers les deux maîtres à qui je devais la dédicace de ces lignes : M. le professeur Y. Delage, pour son enseignement d'abord qui a fait de moi un zoologiste, puis pour l'honneur qu'il m'a fait de m'associer à ses travaux à Roscoff et de me prendre comme préparateur, enfin pour avoir accepté la présidence de cette thèse dont sa bienveillance a beaucoup facilité la rédaction ; M. le professeur G. Pruvot, pour m'avoir enseigné les méthodes et les acquisitions récentes de l'Anatomie comparée dont j'ai tâché de m'inspirer dans ces pages, pour l'hospitalité dont j'ai joui, à plusieurs reprises au laboratoire de Banyuls, et surtout à la Sorbonne, au laboratoire d'Anatomie Comparée, où ce travail a été fait à peu près en entier : je ne dirai jamais assez combien en sont précieuses au travailleur les habitudes de liberté et de libéralité. Je lui dois encore des remerciements tout spéciaux pour avoir accepté dans son réputé périodique ce mémoire qui s'est trouvé dépasser largement en texte et en planches les limites usuelles.

Le nom de M. E.-G. Racovitza s'associe tout naturellement au sien à ce sujet et je saisis l'occasion de le remercier ici de son obligeance qui ne s'est jamais démentie à mon égard et des idées originales que je lui ai souvent entendu exposer et qui n'ont point été sans influence sur l'orientation de mes recherches.

Je dois encore des remerciements :

A mon maître, M. le professeur L. Mangin qui m'initia jadis aux sciences naturelles et qui m'a reçu dans son Laboratoire du Muséum et aidé de ses conseils quand j'ai voulu expérimenter sur mes animaux quelques réactions des membranes végétales ;

A M. le professeur Duboscq ainsi qu'à MM. L. Mercier et A. Pettit, qui ont bien voulu examiner mes préparations, me suggérer des interprétations, et me faire profiter de leur grande compétence histologique et cytologique ;

A M. le professeur M. Caullery, pour l'intérêt bienveillant qu'il a toujours témoigné à ce travail ;

A M. V. Henri qui m'a, jadis, fait comprendre l'importance des questions physico-chimiques dans les sciences de la Vie et initié à leurs acquisitions récentes dont j'ai tâché de m'inspirer pour l'étude des colorations vitales, et m'a fourni d'utiles données bibliographiques pour la partie chimique et physiologique de cette thèse ;

A M. Ch.-F. Rousselet, de Londres, qui a mis à ma disposition sa compétence hors ligne sur le groupe et m'a souvent communiqué des préparations et des indications diverses ;

Et tout particulièrement à mon cher ami Edouard Chatton pour les renseignements de tout genre qu'il m'a fournis, le matériel souvent précieux qu'il a pris soin de me récolter et de me fixer dans ses voyages, mais par-dessus tout, pour le constant et fécond échange d'idées et d'impressions dans lequel nous avons vécu pendant toute l'élaboration de ce travail.

Il serait injuste d'oublier ici le nom de feu M. A. Certes, que j'ai connu trop peu de temps avant sa mort et dont l'exemple et les conseils ont contribué à m'orienter vers l'étude des êtres microscopiques et me faire comprendre le parti à tirer des colorations vitales.

Et puisque je parle ici des défunts, je ne saurais manquer de rendre à Ch. Marty, gardien du Laboratoire Lacaze-Duthiers, cet humble travailleur qui fut dans sa sphère un grand naturaliste, l'hommage que lui devait quiconque a travaillé à Roscoff et que nous ne pouvons plus, hélas ! rendre qu'à sa mémoire.

PREMIÈRE PARTIE

INTRODUCTION A L'ÉTUDE DES ROTIFÈRES

Chapitre I. — Aperçu historique sur la bibliographie du groupe et spécialement de sa classification.

On peut partager l'histoire des Rotifères dans la littérature scientifique en trois périodes : 1° des origines à 1838, date de

l'ouvrage d'Ehrenberg:; — 2° de **1838** à **1886**, date du traité d'Hudson et Gosse ; — 3° de **1886** à nos jours. Ces trois périodes sont profondément distinctes non seulement par les données acquises et les idées régnantes au cours de chacune d'elles, mais par la nature même des travaux qu'on y rencontre. Nous allons essayer de les caractériser brièvement.

1re période, où les Rotifères ne sont pas encore distingués des autres êtres microscopiques, spécialement des Infusoires. Depuis l'invention du microscope, des animaux de ce groupe, si répandus autour de nous dans les eaux douces, ont frappé les yeux des observateurs. Mais les descriptions et figures données jusqu'à la fin du XVIIIe siècle n'ont plus guère pour nous qu'un intérêt de curiosité, et nous ne parlerons que pour mémoire des travaux de Leeuwenhœk, Baker, Eichhorn, Joblot, Hill, etc., bien qu'il faille encore remonter à quelques-uns d'entre eux pour la nomenclature ; deux ou trois de ces noms furent intercalés par Linné dans le *Systema naturæ*. La période commencera pour nous à l'ouvrage posthume d'Othon-Frédéric Müller (**1786**) qui, le premier, donna des animalcules microscopiques une classification d'ensemble. Müller décrit 375 espèces, figurées dans des planches admirables pour leur temps et qui, somme toute, permettent l'identification de beaucoup d'entr'elles ; on y voit pêle-mêle dans le même genre des Protozoaires, des Algues et Bactéries, des Nématodes, des Cercaires, des Rotifères, etc. Ceux-ci, au nombre de 51, font partie des quatre genres *Cercaria*, *Trichoda*, *Vorticella* et *Brachionus*, appartenant tous à la section des Infusoires pourvus d'organes externes, où le dernier, qui seul ne renferme pas d'organismes d'une autre nature, forme à lui seul une subdivision caractérisée par la présence d'une carapace. Sa connaissance de leur anatomie n'est pas nulle : il a vu notamment la nature et la fonction du mastax et fait sur leur éthologie quelques remarques intéressantes.

Les observations de divers micrographes, Schrank, Dutrochet, etc., encore à consulter au point de vue systématique,

n'apportèrent aucun avancement marqué à la connaissance des Rotifères. Plus intéressants sont les essais de classification de Cuvier (**1817**), Lamarck (**1816**), et Bory de Saint-Vincent (**1824**), qui datent de l'origine de l'Anatomie comparée. Le premier ne traite des Infusoires qu'en passant, mais reconnaît la nécessité d'en séparer les Rotifères. Le second fait une coupure malheureuse : il retire des Infusoires, formant la première classe de sa division des Animaux Apathiques, pour les placer dans la seconde (Polypes), sous le nom de Polypes ciliés, les deux ordres des Vibratiles et des Rotifères (1). Le premier renferme encore les Vaginicoles et le second les Vorticelles et les Folliculines. D'autre part, il laisse dans les Infusoires appendiculés le genre Furcocerque créé pour des formes dont Müller n'avait pas indiqué les organes. Mais génériquement les Rotifères se trouvent à peu près séparés des Infusoires. Bory de Saint-Vincent complique sans beaucoup l'améliorer la classification des Microscopiques, c'est le terme qu'il emploie. Ses cinq ordres des Gymnodés, Trichodés, Stomoblépharés, Rotifères et Crustodés renferment tous des Rotateurs, presqu'exclusivement pour les deux derniers. Il se livre à une grande multiplication des genres, sans toujours les définir suffisamment et en s'appuyant presque uniquement sur les figures de Müller, ce qui n'empêche que bon nombre ont la priorité sur ceux d'Ehrenberg. Au point de vue anatomique, il est plutôt en retard sur l'auteur danois et l'idée de chercher dans les Microscopiques les archétypes des espèces supérieures le conduit à des conclusions bizarres.

2me période.— A Ehrenberg revient la gloire d'avoir définitivement séparé les Rotifères des Protozoaires, en même temps qu'il créait la majorité des genres aujourd'hui en usage (55), et bon nombre des espèces (119). Dans son monumental

(1) Lamarck emploie le premier ce nom comme nom de groupe, le nom du genre de Bdelloïdes étant dû à Schrank. Il est d'ailleurs regrettable qu'il ait prévalu en Angleterre où ces animaux ont été surtout étudiés, et partant en France, sur le nom de Rotateurs employé en Belgique et en Suisse et qui ne prête pas à la confusion.

ouvrage de **1838**, précédé de nombreuses communications à l'Académie de Berlin, il divise ses « Infusionsthierchen » en *Polygastrica*, qui sont l'ensemble des Protistes non parasites, et *Rotatoria* qu'il définit « animaux sans moelle épinière, sans pulsation des vaisseaux, ayant un canal alimentaire simple, tubuleux, la forme définie (ni gemmes ni division spontanée), à double sexe réuni, pourvus d'organes rotatoires et dépourvus de vrais pieds articulés, ayant souvent un seul faux-pied ». Bien que nombre de ses figures ou descriptions soient insuffisantes, la plupart sont d'une précision et d'une exactitude très grandes qui les rendent utiles encore aujourd'hui. Il fonde des Rotifères l'anatomie aussi bien que la systématique : ses erreurs sont encore nombreuses, mais beaucoup moins que celles concernant les Infusoires qui lui ont valu les critiques si justifiées de Dujardin : il nie que le pied soit une queue parce qu'il est ventral, prend les muscles pariétaux pour des vaisseaux, les flammes vibratiles pour des branchies et le tentacule nucal pour un siphon d'entrée de l'eau, croit les animaux hermaphrodites (bien qu'il ait décrit trois ou quatre mâles comme espèces distinctes), regardant la vessie comme une vésicule séminale et les néphridies ou les glandes pédieuses comme des testicules.

Sa classification générale, sur laquelle ont vécu tous les auteurs jusqu'à Hudson, est sans doute la partie la plus faible de son ouvrage : bien qu'ayant eu l'idée très nette des organes sur lesquels elle devait être fondée, le mastax et l'appareil rotateur, il ne les connaissait pas suffisamment pour appliquer ces principes et il eût mieux fait de ne pas les préférer aux caractères généraux de forme et de mouvement. Après avoir proposé une classification fondée sur la structure du tube digestif et une autre sur le mastax, dont nous parlerons à propos de ces organes, il établit enfin la division suivante, basée sur l'appareil rotateur et sur la présence ou l'absence d'une carapace : idée fâcheuse qui, reprise par Dujardin et Hudson, a vicié jusqu'à ces derniers temps la classification des Ploïmes

et qu'il aggrave encore en regardant la gaine des Rhizotes comme une lorica !

		NUS	CUIRASSÉS
Monotrocha (*couronne ciliaire simple*)	Holotrocha (*couronne entière*)	Ichthydina	Œcistina
	Schizotrocha (*couronne incisée*)	Megalotrochæa	Floscularíæa
Sorotrocha (*Couronne multiple ou divisée*)	Polytrocha (*couronne multiple*)	Hydatinæa	Euchlanidota.
	Zygotrocha (*couronne double*)	Philodinæa	Brachionæa

De ces huit familles, la première, celle des Ichthydina, est composée des Gastrotriches et d'un Mélicertien dont il n'a pas vu le mastax. Les trois Monotroques suivantes se partagent les Rhizotes. Les Hydatinæa correspondent aux Ploïmes Illoriqués d'Hudson, les Euchlanidota et Brachionæa aux Loriqués, les Philodinæa aux Bdelloïdes. Quant aux genres, il a par malheur employé souvent pour les définir des caractères très contestables comme le nombre des yeux et il est le premier auteur de la confusion inextricable qui règne aujourd'hui dans la famille des Notommatidés.

Immédiatement après Ehrenberg, il faut citer le travail de Dujardin (**1841**). Comme observations personnelles, il est fort inférieur à l'auteur précédent, bien qu'il ait vu juste sur plusieurs points, notamment sur l'interprétation du tentacule, et ébauché l'étude du mastax dans son travail sur *Albertia* (**1838**). Sa classification surtout nous retiendra, car c'est elle qui est employée encore aujourd'hui, Hudson n'ayant fait que la compléter. Il divise les Systolides, c'est le nom qu'il leur donne d'après Milne-Edwards, en Systolides fixés, divisés eux-mêmes en deux familles, les Floscularíens et les Mélicertiens, Nageurs, divisés en Brachioniens, cuirassés, et Furcularíens, à téguments mous, auxquels il ajoute une troisième famille pour son genre aberrant *Albertia*, Rampants avec la famille des Rotifères. Il ajoute une quatrième division, les Marcheurs, qui sont les Tardigrades, mais laisse les Gastrotriches dans ses Infusoires Symétriques à côté des *Coleps !*

2me période.— Au début de celle-ci, quelques dates importantes sont à citer où se complète la connaissance générale de l'anatomie et de la reproduction due à EHRENBERG : la découverte par BRIGHTWELL (1848), confirmée par DALRYMPLE (1849), puis par LEYDIG et GOSSE, de la dioïcité et du dimorphisme sexuel des Rotifères, et l'étude magistrale de ce dernier (1856) sur le mastax, modèle d'Anatomie comparée qui ne peut mieux être comparé qu'au travail célèbre de Savigny sur les pièces buccales des Insectes et auquel presque rien n'est à changer au bout de cinquante ans. Dans la littérature abondante de cette période, il faut distinguer, en dehors des petites notes embryologiques ou faunistiques et des innombrables controverses sur la position zoologique ou la réviviscence, deux sortes principales de travaux qui dérivent toutes les deux de l'ouvrage systématique et anatomique d'EHRENBERG : 1° de très nombreuses petites notes anatomiques, mais surtout systématiques et éthologiques dues presque toutes aux auteurs anglais et américains : Gosse, Hudson, Kellicott, etc., qui ont étendu le nombre des genres et des espèces et précisé leur description et leur répartition sans enrichir notablement la connaissance générale du groupe. Elles ont été engendrées par les données d'EHRENBERG popularisées dans tous les pays de langue anglaise par les nombreuses éditions du manuel de Pritchard. — 2° des mémoires plus étendus et parus en Allemagne qui se composent de remarques anatomiques faites par l'auteur sur tous les Rotifères qu'il a pu observer, rarement sur une seule espèce, suivies d'un chapitre général sur leur anatomie, leur évolution et leur position systématique ; le type en a été donné par le travail de LEYDIG (1854) suivi de ceux de COHN (1856, 1858, 1863) et plus tard par ceux d'ECKSTEIN (1883) et de PLATE (1886) qui terminent la période sans ajouter autre chose que des détails à la connaissance de l'anatomie. Notons cependant, dans le dernier, des observations importantes sur la reproduction qui serviront de base aux travaux de MAUPAS. Ils donnent ainsi qu'EYFERTH (1878) des essais de classification

qu'ils n'essayent guère de faire prévaloir sur celle d'Ehrenberg.

3e période. — La dernière période commence à l'année **1886** par l'apparition simultanée du célèbre traité d'Hudson et Gosse, et du premier des mémoires de Zelinka. L'un et l'autre de ces travaux vont contribuer à lui donner son caractère. L'ouvrage anglais est une description de toutes les espèces vues par les auteurs et leurs correspondants et, surtout dans le supplément (**1889**), compilées dans la littérature. Les généralités anatomiques et éthologiques qui le précèdent ou le suivent sont des plus sommaires, quelquefois fantaisistes [voir l'appendice de Gosse sur le « système vasculaire »]. La littérature antérieure n'a pas toujours été suffisamment prise en compte et beaucoup de formes ont été redécrites comme nouvelles ou des noms d'Ehrenberg appliqués à tort ; certaines ont été nommées sur un individu unique à peine entrevu. L'introduction d'un certain nombre de genres nouveaux, d'ailleurs utiles, ne pallie guère le vice fondamental des coupures ehrenbergiennes dans les Notommatidés ; enfin la description anatomique est souvent rudimentaire et des organes importants non ou mal vus. Mais ce qui rend malgré tout l'ouvrage précieux et indispensable, et lui a valu de servir de base à toutes les études postérieures, c'est la connaissance du groupe profonde, d'ailleurs plus empirique que raisonnée, acquise par les auteurs à force de voir des Rotifères, et la masse énorme de faits épars, de croquis d'après nature et d'observations personnelles qui ont été juxtaposés pour en faire ce livre.

La classification, proposée par Hudson en **1884**, qui y a été employée, est dans ses grandes lignes celle de Dujardin, dont les familles ont été élevées au rang de sous-ordres. Imitant en cela son prédécesseur, Hudson a créé un groupe spécial (Scirtopodida), pour une forme aberrante découverte par lui dont il s'exagérait l'importance. Somme toute, à part cela et la coupure des Ploïmes en Loriqués et Illoriqués, qui est néfaste, il n'y a pas beaucoup à changer à ces grandes divisions

et les modifications ultérieures (Wesenberg-Lund) n'en ont pas été heureuses. Le groupement des genres en familles est plus original et nous ne le modifierons que sur peu de points. C'est plutôt l'ordre naturel des familles qui n'a pas été vu.

RHIZOTA	BDELLOÏDA	PLOÏMA		SCIRTOPODA
		Illoricata	*Loricati*	
Flosculariadæ	Philodinidæ	Microcodidæ	Rattulidæ	Pedalionidæ
		Asplanchnadæ	Dinocharidæ	
Melicertadæ	Adinetadæ	Synchætadæ	Salpinadæ	
		Triarthradæ	Euchlanidæ	
		Hydatinadæ	Coluridæ	
		Notommatadæ	Pterodinadæ	
			Brachionidæ	

Au traité d'Hudson et Gosse il faut rattacher toute une partie de la littérature actuelle, que nous avions d'ailleurs déjà rencontrée dans la période précédente et dont il a été un résumé et une préface : je veux parler des innombrables notes systématiques, faunistiques, anatomiques même, dues presque toutes à des auteurs anglo-saxons et parues le plus souvent dans les périodiques des clubs et sociétés micrographiques des pays de langue anglaise. Les noms de Rousselet, Dixon-Nuttal, Hood, Western, Bryce, etc., y sont les plus fréquents. Elles ont enrichi la systématique d'une quantité de formes nouvelles, plus ou moins bien décrites suivant les auteurs, elles ont eu surtout le grand mérite de faire connaître les Rotifères sur tous les points du globe où il existe une colonie d'Anglo-Saxons et d'établir ainsi sans conteste l'uniformité de leur répartition. Elles constituent un réservoir énorme de faits où il est précieux de puiser, mais on ne peut dire qu'elles aient beaucoup fait progresser la connaissance générale du groupe. J'en excepte les bonnes révisions de genres ou de familles publiées par Rousselet (**1902**), Dixon-Nuttal et Freeman (**1903**), Jennings (**1903**), auxquelles il faut souhaiter de nombreuses suites.

Profondément différents des précédents sont les travaux de ZELINKA et les autres travaux anatomiques, écrits également en langue allemande, de ses imitateurs. Ils diffèrent passablement des travaux similaires de la période précédente par la forme et par la méthode : ce sont des monographies d'espèces où la technique des coupes a été employée pour étendre et corroborer les résultats de l'observation par transparence, mais toujours au point de vue anatomique plutôt qu'histologique et cytologique. Les trois mémoires de ZELINKA (**1886**, **1888**, **1892**) ont porté, les deux premiers et une partie du troisième, sur l'anatomie de *Callidina* et de *Discopus :* avec une patience et une précision qu'on ne saurait trop louer, il a décrit en quelque sorte cellule par cellule les animaux étudiés et, en ce qui concerne *Discopus* en particulier, peu de gens arriveraient dans une forme longue de 210 μ à voir tout ce qu'il a vu. Nous parlerons plus d'une fois de ses résultats : l'étude de la partie périphérique du système nerveux, inconnue jusqu'à lui, est la plus importante, mais on aperçoit ici le vice fondamental de la méthode qui consiste à concentrer son temps et ses soins sur un seul animal : impossibilité de généraliser les résultats obtenus et de connaître leur portée réelle. En s'adressant à une demi-douzaine de formes appartenant à tous les groupes et d'une étude plus facile, l'auteur eût obtenu sans plus de peine des résultats peut-être plus importants. On ne saurait, au reste, trop louer la partie embryologique de son travail (**1892**), sur la Callidine et la Mélicerte, qui doit servir de base à tout exposé comme à toute discussion de l'anatomie comparée et de la phylogénie des Rotifères. La monographie d'*Apsilus* par GAST (**1900**), et celle de *Conochiloides* par HLAVA (**1905**), qui ont suivi les méthodes et le plan de ZELINKA, n'ont rien ajouté de saillant aux travaux précédents.

A la suite de ces deux séries de travaux, il faut en citer plusieurs autres : d'abord les travaux parus dans tous les pays sur la faune d'un point déterminé : BERGENDAL, LEVANDER, BILFINGER, TESSIN, JENNINGS, WEBER, STENROOS, VOIGT, etc.,

qui dérivent du type des notes de LEYDIG, etc., mais par diminution de la partie anatomique et ont tendance à devenir uniquement faunistiques et systématiques. Puis les travaux sur l'évolution, l'hétérogonie, la variation cyclique, de la plus grande importance. Les premiers commencent par les recherches de MAUPAS (**1890**), malheureusement résumées dans le cadre étroit de notes à l'Institut, continuent par celles de NUSSBAUM (**1897**) portant également sur *Hydatina senta* ainsi que celles de PUNNETT (**1905**) et WHITNEY (**1907**) qui les contredisent. LAUTERBORN a employé au contraire l'observation étendue des organismes pélagiques (**1898**), de même que dans son monumental travail sur la variation cyclique (**1901-4**) où la voie lui a été frayée par Wesenberg-Lund. Dans une note avec ERLANGER (**1897**), il a amorcé le point de vue cytologique de la parthénogénèse envisagé aussi par LENSSEN (**1898**). Enfin il faut encore rapporter à la littérature des Rotifères les innombrables notes limnologiques parues sous l'impulsion de Forel, Zacharias, Pavesi, etc., et où, vu son importance dans la biologie des eaux douces, le groupe tient une grande place sous forme de listes d'espèces, parfois d'observations biologiques, qui les rapprochent des deux séries précédentes.

Une place à part doit être réservée au travail de WESENBERG-LUND (**1899**) écrit malheureusement pour lui en danois, qui seul a eu pour but de proposer une classification des Rotifères différente de toutes les précédentes. Nous la reproduisons simplement, devant la discuter en détail dans le chapitre suivant. L'auteur a eu l'incontestable mérite d'envisager l'ensemble des Rotifères sans attacher d'importance préconçue à aucun groupe, de bien voir les caractères sur lesquels devait reposer la classification, et la corrélation entr'eux ; son tort a été de se borner à une étude toute superficielle et à des renseignements de seconde main, sur le mastax et l'appareil rotateur notamment, dont il a plutôt exagéré l'importance. Cela l'a conduit à des interprétations et rapprochements très faux, et à un groupement caduc dans l'ensemble bien qu'il

ait vu beaucoup plus juste que ses prédécesseurs dans le détail :

Digononta (1)	*Ord.* : Bdelloïda		
	Seisonacea		
Monogononta	Notommatida	*Subord.* Notommatinæ. (*Fam.* Notommatidæ, Synchætadæ).	
		Rattulinæ. (*Fam.* Rattulidæ, Dinocharidæ).	
		Euchlaninæ. (*Fam.* Salpinadæ, Euchlanidæ, Coluridæ).	
		Notopsinæ. (*Fam.* Notopsidæ, Asplanchnadæ, Apsilidæ).	
	Brachionida	Brachioninæ. (*Fam.* Hydatinidæ, Brachionidæ).	
		Microcodinæ. (*Fam.* Microscodidæ, Floscularidæ).	
	Melicertida	Melicertidæ, Pedalionidæ, Pterodinidæ.	

Groupement des familles en séries divergentes :

Notommatidæ	Rattulidæ, Dinocharidæ.
	Salpinidæ, Euchlanidæ, Coluridæ.
	Synchætidæ.
	Notopsidæ, Gastrochizadæ, Asplanchnadæ, Apsilidæ.
	Hydatinidæ, Brachionidæ.
	Microcodidæ, Floscularidæ.
	Pedalionidæ, Melicertidæ, Pterodinidæ, Philodinidæ.

Il nous faut maintenant souhaiter, pour compléter notre connaissance du groupe, l'apparition de monographies détaillées de types choisis cette fois dans toute l'étendue du groupe et non uniquement dans les Bdelloïdes et les Rhizotes ; — d'études d'Anatomie comparée, qui permettent seules l'interprétation exacte d'un organe dans une forme donnée, avec développements vers le point de vue cytologique et physiologique complètement négligé jusqu'ici ; — d'études éthologiques, de la plus haute importance au point de vue de la Biologie générale, qui permettront peut-être de trancher la ques-

(1) La division en *Digononta* et *Monogononta* est due à PLATE.

tion pendante entre l'école de Weissmann et celle de Richard Hertwig au sujet de la parthénogénèse, et celle toute parallèle de la variation cyclique, dont dépend la systématique dans quelques genres ; — enfin et surtout, de revisions systématiques détaillées, portant pour être complètes sur un groupe restreint, dont les types ont été donnés par Rousselet (**1902**), Jennings (**1903**), Hlava (**1908**), qui appliqueront rigoureusement les règles de priorité et feront enfin cesser la confusion inextricable de la plupart des familles.

Chapitre II. — Rapports mutuels des genres et familles des Rotifères.

L'ordre dans lequel on examine les cinq ordres — réductibles à quatre comme nous le verrons — de la classe des Rotifères, est forcément arbitraire : il est aujourd'hui impossible de considérer aucune espèce ou groupe d'espèces comme plus primitif par l'ensemble de ses caractères ; les genres ou les familles qui paraissent l'être par certains traits d'organisation sont plus évolués que d'autres à des points de vue différents. Pourtant nous préférons, à l'inverse de l'ordre suivi par Hudson et Gosse et leurs successeurs, donner la première place aux Ploïmes qui paraissent moins déformés par des adaptations successives et ne présentent pas la spécialisation due à la fixation permanente ou à la progression par arpentage.

Dans les Ploïmes, la division suivant l'épaisseur de la cuticule en Loriqués et Illoriqués est tout à fait conventionnelle et sa seule raison d'être est le manque de tout autre critérium. En effet, comme nous l'allons voir, on peut ranger les familles de Ploïmes en séries divergentes qui rendent compte de leurs rapports mutuels, mais il est impossible d'en faire des groupements bien tranchés et l'on rencontre souvent au sein d'une même famille tous les intermédiaires dans la différenciation progressive de la carapace. Donnons-en de suite un exemple.

Partons du genre *Hydatina* Ehrenberg (fig. I, *A*) dont la seule bonne espèce est l'*H. senta* (Müller), connue de tous les biologistes par les expériences dont elle a fourni le sujet, citée souvent comme exemple du groupe, mais dont nous n'avons malheureusement pas encore une bonne monographie anatomique (1). C'est une forme déjà très évoluée, surtout par son appareil rotateur que j'ai interprété (**1907***a*) et qui est figuré à nouveau dans ce travail (pl. II, fig. 10 et 11), caractérisé par la différenciation aux dépens de la plaque buccale d'un « pseudotrochus » composé de membranelles groupées. Le reste de l'organisation est au contraire parfaitement typique et donne une bonne idée moyenne d'un Rotifère : forme tronconique, pied à peine distinct du corps, l'anus, dorsal, marquant seul sa limite, terminé par deux orteils où s'ouvrent deux glandes, muscles cavitaires (rétracteurs du pied et de la couronne) et muscles pariétaux (longitudinaux et transversaux) ; mastax malléé, œsophage, glandes gastriques, estomac et intestin ; canaux néphridiens latéraux, décomposés conformément à Hlava (**1904**) en un tube sécréteur à paroi épaisse et un tube excréteur portant quatre ampoules vibratiles closes, et vessie contractile ; germigène au bord supérieur du grand vitellogène ; ganglion cérébroïde impairen voyant des nerfs au tentacule nucal et aux deux tentacules lombaires, etc. Le mâle a à peu près la même organisation moins le tube digestif.

A côté d'elle, citons le g. *Rhinops* Ehrenberg, qui ne s'en éloigne que par l'allongement du bord postérieur de la couronne en une trompe terminée par deux yeux, sur laquelle nous reviendrons, et la réduction plus grande des orteils. Le mâle a un tube digestif complet.

Dans un troisième genre de la même famille, *Notops* Hudson, qui a un œil sur le cerveau, principalement dans *N. bra-*

(1) Il est regrettable notamment que les débutants n'en aient entre les mains que la description « pratique » de Jammes (**1904**) qui fourmille d'erreurs : l'auteur semble n'avoir jamais regardé lui-même l'animal et avoir cherché un compromis entre les figures antérieures et le « type morphologique » de la *Zoologie concrète* !

chionus (Ehrbg.) (fig. I, *B*) apparaît un pied différencié : la portion sous-anale du corps est ici développée, effilée et séparée par une constriction brusque du tronc trapu. Mais la cuticule

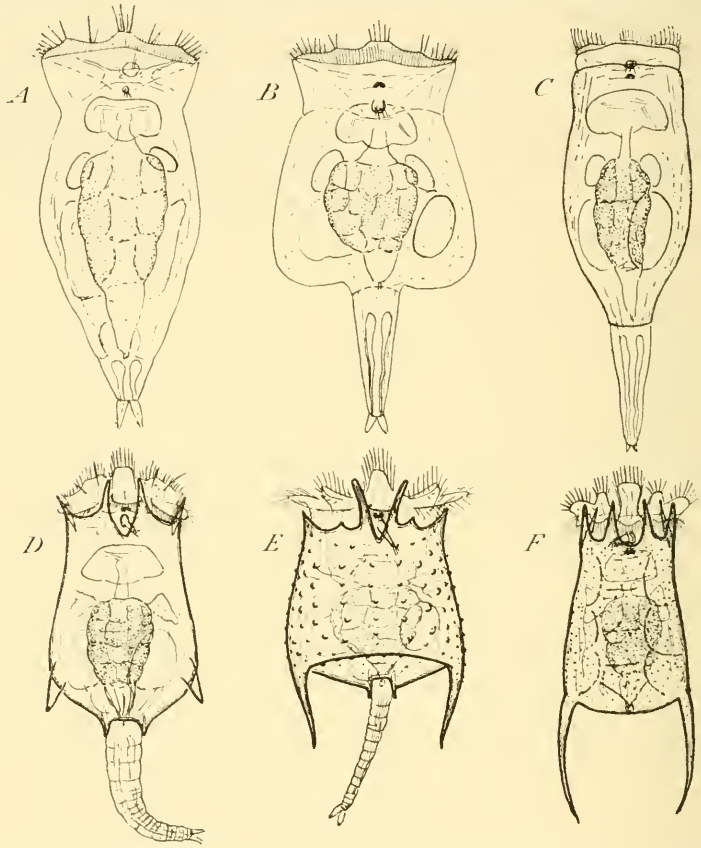


FIG. I. Evolution du pied et de la lorica dans la série Hydatinidés-Brachionidés; *A, Hydatina senta ; B, Notops brachionus ; C, Brachionus mollis ; D, Br. pala ; E, Br. Bakeri ; F, Anuræa aculeata.*

a toujours la même mollesse partout. Un léger épaississement de celle-ci sur la partie moyenne nous amène directement aux premières formes (*C*) telles que *Brachionus mollis* Hempel (1) du g. *Brachionus* Hill, jusqu'ici placé dans les Loriqués et

(1) *Br. mollis* serait d'ailleurs aussi bien placé dans les *Notops* près de *N. macrurus* Barrois et Daday avec lequel il a de grandes affinités.

qui est le type d'une famille spéciale, dont Wesenberg-Lund a seul reconnu les rapports avec les Hydatinidés. Si l'on considère une Hydatine ou un Notops rétractés, les deux extrémités du corps sont invaginées dans sa partie médiane dont la cuticule est seule en contact avec le milieu extérieur. C'est elle, spécialement chargée de la protection, qui s'épaissit pour remplir ce rôle. Ainsi se trouve réalisée la division du corps des Loriqués en tronc protégé par une carapace, tête et pied rétractiles à son intérieur, qui n'existait pas chez l'Hydatine.

Dans les autres espèces de Brachions (*E*, *D*) la lorica s'épaissit, ce qui entraîne la disparition de la musculature pariétale [encore ébauchée chez les formes à carapace mince comme *Br. pala* (Müller)], puis s'aplatit dorso-ventralement ; l'orifice supérieur se découpe en dents qui protégent l'appareil rotateur invaginé, et corrélativement le bord de celui-ci se découpe en lobes qui font saillie entr'elles ; le tentacule nucal devient aussi tubulaire et saillant. Des épines inférieures apparaissent, qui semblent servir à lester l'animal nageant verticalement. La variété dans le nombre et la taille des épines est infinie dans ce groupe et a amené une multiplication considérable des espèces. Rousselet (**1897*b***) et Weber (**1898**), ont insisté sur la nécessité de les ramener à quelques grands types, et une revision qui appliquerait leurs principes serait chose fort utile. Les genres *Noteus* Ehrenberg et *Schizocerca* Daday, curieux par son pied bifurqué ou plutôt terminé par deux grands orteils qui portent chacun deux petites pointes, diffèrent fort peu de *Brachionus*.

Dans les Brachions le pied, cylindrique et ridé, est toujours bien développé quoique chez certaines formes les orteils et les glandes tendent à régresser ; il sert comme l'a dit Wesenberg-Lund, de gouvernail plutôt que d'ancre. Dans le genre pélagique *Anuræa* Ehrenberg (*F*), il est au contraire totalement disparu. On en fait en général pour cela une famille distincte, mais c'est tout au plus une tribu des Brachionidés, car cette

différence s'observe dans d'autres familles chez des genres très voisins (p. e. *Pterodina* et *Pompholyx*), et le reste de l'organisation est identique à celui des Brachions. Là encore la multiplication indue des espèces a sévi, et l'on a présent à la mémoire la magistrale étude par laquelle LAUTERBORN (**1901-04**) a ramené toute une série d'entr'elles à des variations saisonnières de l'*Anuræa cochlearis* Gosse qui forme avec l'*A. aculeata* Ehrbg., les deux principaux types spécifiques.

La carapace y est plus ou moins décomposée en facettes ; dans le g. très voisin *Notholca* Gosse, elle est au contraire lisse ou striée ; les épines deviennent extrêmement longues dans *N. longispina* (Kellicott) du plancton des lacs. Dans plusieurs formes telles que la var. *labis* de la *N. striata* (Müller) apparaît une différenciation assez curieuse : le rectum est protractile et sécrète une matière gluante qui permet à l'animal de se fixer par là. Il semble que protractilité et sécrétion sont liées à la formation du pédoncule par lequel l'œuf pondu demeure attaché à la mère (caractère très général dans la famille), et ont secondairement permis à l'animal de réacquérir un moyen de fixation à la place du pied. Le même fait s'observe dans *Anuræopsis* Lauterborn avec la seule espèce *A. hypelasma* (Gosse) qui par sa lorica fendue latéralement, l'absence totale d'épines et le sac rétro-cérébral développé se rapprocherait peut-être plutôt des Euchlanidés. Dans cette série des Hydatinidés-Brachionidés où l'acquisition de la lorica est parfaitement graduelle, le mastax malléé et le pseudotrochus plus ou moins lobé, étalé dans l'axe du corps, sont des caractères généraux.

Nous avons montré (**1907***a*) comment au point de vue de l'appareil rotateur le genre *Cyrtonia* Rousselet faisait passage entre les Hydatines, très différenciées à ce point de vue, et le grand genre *Notommata* Ehrenberg [en prenant pour type *N. aurita* (Müller) car il est encore fort hétérogène], qui présente une ciliation homogène à plaque buccale très développée et champ apical réduit, en rapport avec la reptation, à laquelle s'ajoutent des oreillettes évaginables qui permettent la natation.

Ce genre est d'ailleurs très primitif par sa forme générale, à pied petit et peu distinct, et d'autres caractères sur lesquels nous reviendrons ; il a un sac rétro-cérébral bien développé, mais un mastax évolué dans le sens suceur. Les *Copeus* Gosse n'en sont comme je l'ai montré (**1907***d*), qu'un sous-genre distinct par le développement des oreillettes et de la lèvre ciliée, ainsi que des tentacules lombaires, qui deviennent énormes chez *C. copeus* (Ehrbg.). La famille des Notommatidés est de beaucoup la plus nombreuse et la plus variée des Rotifères, mais c'est aussi la plus mal connue, et la confusion la plus extrême règne parmi ses genres dont la plupart sont un ramassis d'espèces hétérogènes. L'une des causes principales en est le critérium employé par Ehrenberg, le nombre et la position des yeux. La considération de leurs adaptations variées et des modifications corrélatives du mastax et de l'appareil rotateur permettra seule d'y faire régner une certaine clarté.

Citons au voisinage immédiat de *Notommata* le genre *Taphrocampa* Gosse (*T. annulosa* Gosse), qui s'en distingue par l'annulation régulière, en accordéon, de sa cuticule, qui lui donne l'aspect d'une petite chenille ; les trois genres *Proales* Gosse, *Furcularia* Lamarck et *Pleurotrocha* Ehrenberg n'ont plus de limites réciproques bien précises, les descripteurs ne s'étant pas tenus au caractère de la position ou de l'absence de l'œil ; leur appareil rotateur subit une certaine régression dont j'ai donné (**1907***a*) deux exemples, par rapport aux formes rampantes ; quelques espèces sont commensales. Dans le genre *Diaschiza* Gosse, Dixon-Nuttal et Freeman (**1903**) ont réuni des formes similaires à œil frontal, occipital ou nul, mais caractérisées par des épaississements assez marqués de la cuticule qui l'avaient fait placer d'abord dans les Loriqués, près des Salpines : encore un passage entre les deux anciens sous-ordres. Il faudrait aussi y faire rentrer la *Diglena catellina* (Müller), fort différente malgré ses deux yeux des vraies *Diglena* Ehrenberg (*D. forcipata* Ehrbg.), très adaptées à la reptation, avec appareil rotateur réduit à la plaque buccale

et mastax du type carnassier. *Distemma* Ehrenberg, très mal défini, se place auprès.

Les *Eosphora* Ehrenberg ont trois yeux, mais renferment deux groupes d'espèces différentes, l'*E. aurita* (Ehrbg.) rampante, à ciliation du type *Notommata*, et l'*E. digitata* Ehrbg. et ses similaires, formes nageuses à mastax également préhenseur et dont la plaque buccale ne servant plus à la locomotion ni à la nutrition a complètement disparu (DE BEAUCHAMP **1905***a* et

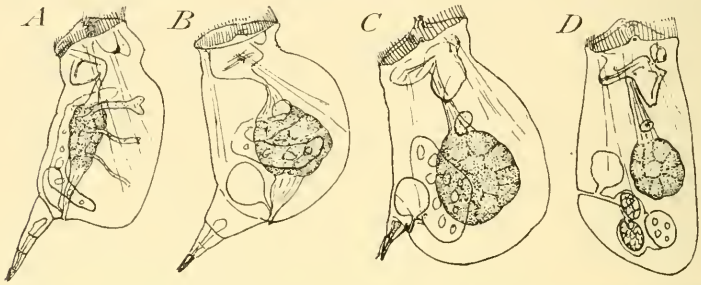


FIG. II. Evolution du pied et de la forme extérieure dans la série des Asplanchnidés : *A, Triphylus ; B, Dinops ; C, Asplanchnopus ; D, Asplanchna.*

1907*a*). Citons enfin quelques genres adaptés au parasitisme : *Drilophaga* Vejdovsky fixé par son mastax protracté au tégument des Annélides d'eau douce (voir DE BEAUCHAMP **1904** et **1905***a*), se rattache de très près aux *Proales*, *Albertia* Dujardin vermiforme et à pied réduit, dans le tube digestif des Oligochètes, et *Balatro* Claparède à extrémité inférieure élargie en queue de poisson pour prendre appui à la surface de leur corps, se rattachent plutôt à *Distemma ; Hertwigia* Plate, sans pied et qu'on a mis fort à tort pour cela près des *Asplanchna* vit dans les Volvox comme certaines *Proales*. *Proalidies* de Beauchamp (**1907***f*) est adapté à la vie pélagique avec perte du pied.

Une famille tellement spéciale que Carus l'opposait à l'ensemble des autres Rotifères et qu'HARTOG (**1901**) la maintient encore au rang d'ordre, celle des Asplanchnidés, se trouve en réalité reliée aux Notommatidés par toute une série d'intermédiaires. Le g. *Triphylus* Gosse (fig. II, *A*) très voisin des

Eosphora, en est le premier terme comme nous le montrera l'étude de son mastax ; *Dinops* Western (*B*) présente déjà une plus grande régression du pied qui chez *Asplanchnopus* de Guerne est rudimentaire (*C*) : en même temps il s'est déplacé jusqu'au milieu de la face ventrale, l'anus restant à sa base (1). *Asplanchnopus* a déjà les caractères des *Asplanchna* Gosse (*D*), complètement dépourvues de pied à l'état adulte (Car, **1899**, a montré qu'elles en possédaient un à un stade précoce dans l'œuf) : forme ovoïde et vésiculeuse, tronquée supérieurement par un cercle ciliaire unique sans plaque buccale désormais inutile, absence d'anus et d'intestin. C'est une adaptation à la capture de grosses proies par le mastax et à la vie pélagique, qui s'accompagne de transparence parfaite et de réduction des viscères. Nous montrerons plus loin le parallélisme de l'évolution du mastax et de l'appareil rétro-cérébral avec celle de la forme extérieure.

Des phénomènes analogues nous sont offerts par la petite famille des Gastropodidés, également rattachée aux Notommatidés. Le g. *Gastropus* Imhof se compose de formes pélagiques, jadis confondues avec les *Notops* avec lesquelles elles n'ont aucun rapport, comprimées latéralement, à pied ventral, réduit, cuticule assez épaissie, petit cercle ciliaire et mastax faible, suceur. Il faut en rapprocher *Ascomorpha* Perty, sans pied ni intestin et de forme arrondie, ce qui l'a fait longtemps placer près des *Asplanchna*, mais dont le mastax est analogue à celui de *Gastropus*, et *Anapus* Bergendal franchement loriqué et comprimé dorso-ventralement, également pélagique et sans pied.

Assez voisine des Notommatidés malgré la différence de l'aspect extérieur est sans doute la famille loriquée des Euchlanidés, ayant pour type le genre *Euchlanis* Ehrenberg qui compte parmi les Rotifères les plus communs dans le benthos des

(1) Tout à fait parallèle à l'évolution d'*Asplanchnopus* est celle d'un *Notops*, *N. clavulatus* Ehrbg.), d'ailleurs très voisin de *N. brachionus* mais qui présente la même forme dilatée et la même réduction du pied sous l'influence des mêmes causes ; la convergence est remarquable.

étangs. Les rapports de la couronne, qui rappelle en plus simple celle de l'Hydatine, et de l'appareil rétro-cérébral, avec les formes voisines ont été déjà indiqués par moi et le seront encore mieux dans cet ouvrage. La lorica présente une plaque dorsale bombée et une plaque ventrale qui lui est rattachée par une partie mince formant soufflet ; le pied est court, mais les doigts très développés. *Diploïs* Hudson, du reste très voisine, a la plaque dorsale fendue longitudinalement. Si voisine qu'il faudrait presque en faire une simple tribu est la famille des Cathypnidés qui s'en distingue par la disposition en soufflet de la lorica encore plus accusée et la forme en bâtonnet des orteils qui, réduits à un dans le genre *Monostyla* Ehrenberg sont, en nombre normal chez *Cathypna* Ehrenberg et *Distyla* Eckstein, où la lorica encore fort peu développée ne couvre souvent que la moitié du corps à l'état d'extension.

La famille des Coluridés est encore nettement rattachée aux Euchlanidés par la ciliation, le pied, etc. Mais la carapace est plus différente : chez *Metopidia* Ehrenberg, elle est ovoïde, comprimée dorso-ventralement, la tête est protégée à l'état d'invagination par une sorte de capuchon cuticulaire qui répond sans doute à l'onglet apical de certains Notommatidés ; la ceinture apicale n'existe pas en arrière de lui, comme dans *Diglena*. Chez *Colurus* Ehrenberg, la carapace est comprimée latéralement, bivalve comme celle d'une Nébalie dont l'opercule est simulé par le capuchon très développé et très mobile qui semble servir à l'animal à fouiller parmi les détritus. Dans le g. *Stephanops* Ehrenberg, au contraire, il est très développé, mais complètement immobile, soudé à la lorica, et l'appareil rotateur réduit à une ciliation péri-buccale. La lorica, d'ailleurs semblable à celle de *Metopidia*, porte souvent de longues épines. Les espèces de ces genres, très nombreuses et de petite taille, sont les plus communes des Ploïmes parmi la végétation, dans l'eau douce et dans la mer. Rattachons encore aux Euchlanidés la famille des Salpinidés à carapace allongée, fendue dorsalement, couronne petite, pied très ana-

logue à celui des *Euchlanis*. *Salpina* Ehrenberg a des épines très variables aux bords supérieur et inférieur, *Diplax* Gosse en est dépourvu.

La famille des Dinocharidés, caractérisée par le grand développement du pied et des orteils, comprend le g. *Scaridium* Ehrenberg où le *Sc. eudactylotum* Gosse a encore des rapports très nets avec les *Euchlanis* tandis que *Sc. longicaudum* (Müller), à peine loriqué, rappelle les Notommatidés. Le genre *Dinocharis* Ehrenberg est au contraire le plus loriqué des Loriqués, car en plus de sa carapace épaisse et granuleuse il présente des valves collaires se rabattant sur l'appareil rotateur invaginé, et le pied lui-même cuirassé et articulé est pourvu de deux ergots pointus en outre des orteils. *Polychœtus* Perty n'en est guère qu'un sous-genre à carapace plus aplatie, dentelée et épineuse.

C'est directement aux Notommatidés, malgré l'absence d'intermédiaires bien nets, qu'il faut rattacher la très curieuse famille des Rattulidés, de l'avis de Jennings qui en a publié (**1903**) une revision magistrale. Fort homogène, elle a été réduite par cet auteur aux deux genres *Rattulus* Lamarck et *Diurella* Bory de Saint-Vincent (1) distingués par la présence de deux orteils ou d'un seul bien développé. Elle est caractérisée par l'asymétrie de toutes ses parties. La lorica, souvent encore flexible, conique et plus ou moins cintrée, s'étend au-dessus du tentacule nucal (auquel elle s'arrête en général dans les autres familles) sous forme d'une « gaine céphalique » qui se plisse quand l'appareil rotateur, réduit à quatre arcs ciliaires avec de nombreuses soies sensorielles, s'invagine ; une aire triangulaire dorsale, molle et doublée d'une musculature pariétale, facilite sa clôture. Elle présente souvent des dents et crêtes dorsales, inégales quand il y en a deux, placée à droite quand il n'y en a qu'une. Les orteils forment de longs stylets, droits ou courbes, presque toujours inégaux, le gauche étant le plus

(1) Il faut y ajouter *Elosa* Lord (voir Voigt **1904**) qui n'est pas autre chose qu'un Rattulidé tout à fait pélagique et dépourvu de pied, mais ayant gardé tous ses autres caractères.

petit et le droit subsistant seul dans le g. *Rattulus ;* d'autres orteils accessoires (substyles) les accompagnent. D'ailleurs le pied, très court, est tordu longitudinalement de façon à amener le doigt gauche à la face ventrale et cette torsion s'étend à tout le corps, surtout marquée par les crêtes. L'asymétrie qui en résulte atteint tout le reste de l'organisation, tentacules, mastax suceur et glandes du pied que nous étudierons plus loin. Jennings **1901** et **1903** l'a très justement rattachée à la natation en spirale générale dans cette famille, et existant d'ailleurs dans d'autres : l'animal est un véritable tronçon de vis qui avance en tournant dans l'eau comme dans son écrou.

Un rameau de formes adaptées à la vie pélagique comprend d'abord le g. *Synchœta* Ehrenberg qui est fort voisin de *Cyrtonia :* son appareil rotateur en dérive, comme je l'ai montré (**1907***a*) par la simple suppression de la ciliation circumbuccale, comme dans toutes les formes où la vie pélagique est réunie à la préhension de la nourriture par le mastax. Celui-ci est très grand et d'un type virgé spécial dont nous reparlerons. La forme est restée conique, souvent avec des oreillettes très développées, le pied réduit. Nombreuses espèces dont Rousselet (**1902**) a donné une bonne revision, dans les planctons d'eau douce et salée ; *Parasynchœta* Levander créé pour *S. monopus* Plate de la Baltique nous montre de nouveau par une curieuse convergence le ballonnement du corps, la réduction des viscères et du pied tels qu'ils existent chez *Asplanchnopus.* La structure si particulière du mastax permet de rattacher aux *Synchœta* comme famille ou tribu distincte le genre *Polyarthra* Ehrenberg qui présente deux groupes latéraux de soie plumiformes mûes par des muscles puissants avec lesquelles il peut se déplacer dans l'eau par bonds, ce qui l'a fait jusqu'ici ranger dans les Triarthridés (1) ; Wesenberg-Lund (**1899**) seul a reconnu jusqu'ici ses véritables affinités. De même pour *Plœsoma* Herrick, forme à lorica plus ou moins molle, conique,

(1) Dans la curieuse *Anarthra aptera* (Hood), les nageoires ont redisparu, l'animal gardant sa forme presque cubique et sa musculature.

fendue ventralement pour livrer passage à un pied bien développé. Dans ces deux genres l'appareil rotateur, comme il fallait s'y attendre, est très analogue à celui de *Synchæta* et renferme aux deux extrémités un tentacule saillant très caractéristique.

Une forme apparemment très aberrante est le g. *Microcodon* Ehrenberg dont on a fait quelquefois (Wesenberg-Lund) un Rhizote voisin des Flosculaires réadapté à la vie pélagique. De taille très petite, il a une forme de clochette prolongée en un long pied à un seul orteil, très musclé, dont la contraction brusque lui imprime de véritables sauts. J'ai montré (**1908***b*) que son appareil rotateur qui présente la bouche au centre de deux couronnes de cils concentriques, disposition regardée fort à tort comme primitive par Bourne (**1886**) se rattache facilement à celui de *Cyrtonia* par l'intermédiaire du genre voisin *Microcodides* Bergendal qui diffère surtout de ce dernier par son pied pointu avec un ergot dorsal.

Il nous reste à envisager un dernier rameau de Ploïmes pélagiques que faute d'intermédiaires il est assez difficile de rattacher aux précédents : à l'inverse de ceux-ci, ils se nourrissent de très fines particules en suspension dans l'eau, et ont en conséquence acquis un mastax malléo-ramé, en gardant dans l'appareil rotateur une ciliation homogène de la bande circumapicale et de la plaque buccale destinée à amener ces particules à la bouche, jointes à un trochus très développé pour la natation : en un mot, la forme longtemps décrite comme « typique » chez les Rotifères (voir de Beauchamp **1907***a*). Par ce double caractère, qu'ils ont seuls chez les Ploïmes, on a voulu les rapprocher des Rhizotes Mélicertiens qui le possèdent également : j'ai montré que la convergence due à un même mode d'alimentation suffisait à les expliquer. Les *Pterodina* Ehrenberg sont des formes à carapace arrondie et aplatie, pied ventral terminé non par des doigts, mais par une fossette ciliée ; on y réunit dans la même famille *Pompholyx* Gosse qui en dérive par perte du pied comme *Anuræa* de *Brachionus* et pour

la même cause. Dans les Triarthridés nous voyons apparaître de longues soies mûes par des muscles puissants et, en raison de leur rapidité de contraction, admirablement striés. Chez *Triarthra* Ehrenberg, il y en a trois, une terminale en avant de l'emplacement du pied qui a disparu, deux latérales sur le cou, qui peuvent se rabattre brusquement au-dessus de la tête, souvent beaucoup plus longues que le corps. Comme l'a montré Rousselet (**1901***b*) elles ne servent pas à la locomotion, étant parfaitement immobiles pendant que l'animal nage avec son trochus, mais beaucoup plutôt à sa défense contre les carnassiers, spécialement les *Asplanchna*, qui essayent de l'ingérer. Il n'est pas très difficile de concevoir l'origine de ces formations bizarres : les épines latérales de certaines variétés de Brachions (*amphiceros*, *Bakeri*) qui sont de simples évaginations du tégument, pourraient, si celui-ci était encore flexible lors de leur formation, devenir mobiles sous l'action de la musculature pariétale, ce qui leur faciliterait leur rôle protecteur et leur permettrait de devenir ensuite locomotrices (1). A côté de *Triarthra*, *Tetramastix* Zacharias a les épines latérales inégales et une petite à la base de l'inférieure.

Nous arrivons ainsi au fameux genre *Pedalion* Hudson dont son auteur fit un ordre spécial et qui ne mérite même pas de former une famille séparée des Triarthridés, avec lesquels il concorde par tous les points de son organisation ; les soies au lieu d'être isolées sont portées par six appendices creux un ventral, un dorsal et deux paires de latéraux, puissamment musclés et servant à la progression concurremment avec l'appareil rotateur : d'où cette allure de nauplius dont on a tiré tant de conséquences fantaisistes. Le passage n'est pas difficile à concevoir étant donné que les épines des Brachions dont

(1) Chez *Triarthra* le rabattement des soies latérales est effectué par les muscles rétracteurs de la couronne, comme l'a vu Grenacher (**1869**) ; même chez *Pedalion* les muscles très puissants des appendices appartiennent uniquement à la musculature pariétale (Levander **1894**) ; d'autre part chez *Br. pala* var. *amphiceros* les épines latérales souvent fort longues ont une certaine mobilité due aux variations de pression du liquide cavitaire, la lorica étant très molle dans cette espèce.

nous avons parlé sont souvent des évaginations creuses du tégument ; il est d'ailleurs offert par *Triarthra brachiata* Rousselet (**1901***b*) où les deux épines latérales sont déjà portées par des ébauches de membres dans lesquelles les muscles pénètrent, comme j'ai pu le vérifier. *P. mirum* a encore près de l'anus deux orteils rudimentaires.

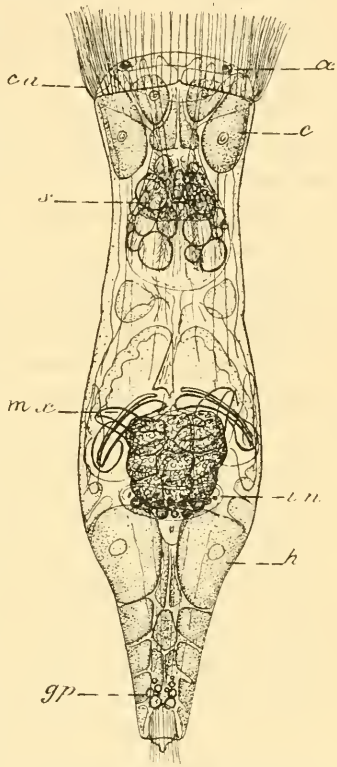


Fig. III. *Stephanoceros fimbriatus* Goldfuss. Jeune à l'éclosion, vue dorsale × 400 environ.

Citons enfin ici, faute d'une place bien nette à lui attribuer, le genre *Trochosphœra* Semper non moins célèbre que le précédent pour les déductions erronées auxquelles il a donné lieu. Il forme une famille spéciale avec deux espèces, répandues largement dans les régions subtropicales. Son corps parfaitement arrondi, avec appareil ciliaire réduit au trochus lui donne en effet une vague analogie avec certaines trochophores d'Annélides ; mais ce n'est qu'une adaptation à la vie pélagique peu différente de celle des *Asplanchna ;* le cerveau est au dessus de la bouche et non dans la position d'une touffe syncipitale (voir Rousselet **1899***a*). Hudson et Gosse l'ont mise dans les Mélicertidés sans autre raison que son mastax malléo-ramé, ce qui n'est pas plus justifié que pour les précédents.

Nous passons naturellement à présent au second ordre, celui des Rhizotes, qui pour la plupart sont libres seulement à la sortie de l'œuf, et fixés de façon permanente à l'état adulte. La forme du jeune est remarquablement constante dans tout l'ordre (voir fig. III) : elle est conique allongée, la tête entourée

d'une bande ciliée (*ca*), enfermant deux yeux bien développés (*œ*) qui persistent rarement chez l'adulte, pied non distinct du corps, à hypoderme formé de grosses cellules qui sécréteront la gaine, comme nous le verrons, et terminé en bas par un pinceau de cils. En somme, très différent de l'adulte femelle (le mâle conserve au contraire les caractères larvaires, étant toujours libre). L'ordre se laisse diviser en deux sous-ordres à caractères bien tranchés, Mélicertiens et Flosculariens, division qui n'existe pas dans Hudson et Gosse bien que faite déjà par Dujardin et beaucoup plus naturelle que la subdivision des Ploïmes, et qu'Hartog (**1901**) a relevée ; il ne faut pas l'exagérer comme l'a fait Wesenberg-Lund jusqu'à nier tout rapport entre ces deux groupes et leur en attribuer de très artificiels avec d'autres.

Un des types les moins différenciés des Mélicertiens est le genre *Œcistes* Ehrenberg qui compte de nombreuses espèces fixées communément aux plantes aquatiques. L'animal est entouré d'un tube cylindrique et opaque, ou renflé et transparent, parfois formé de matériaux figurés, au fond duquel il est attaché par le pied très allongé. La couronne est très simple, ovale ou légèrement bilobée par une dépression dorsale, comprenant une bande circumapicale bien développée, bordée d'un trochus à longs cils, dont la plaque buccale n'est guère distincte. Le mastax est, comme dans tout le sous-ordre, malléoramé, l'anus placé très haut, presqu'au niveau de la bouche, en raison de la présence du tube : il y a ébauche de la forme en V du tube digestif si caractéristique de tant d'animaux fixés ou testacés. Il en est de même pour les tentacules dont les deux lombaires, parfois très longs, sont remontés sur la face ventrale presqu'au niveau du dorsal, réduit : ils sortent les premiers du tube quand l'animal s'étale. *Pseudœcistes* Stenroos est réadapté à la vie pélagique, *Cephalosiphon* Kellicott a l'appareil rotateur réduit, le tentacule dorsal grand. *Limnias* Schrank dont la couronne est nettement bilobée, avec une interruption dorsale de la bande ciliée, nous conduit au remar-

quable genre *Melicerta* Schrank tant de fois décrit, qui n'en diffère guère que par sa couronne divisée en quatre lobes bien séparés (elle en acquiert huit dans *Octotrocha* Thorpe) et rejetée tout à fait dorsalement, son tube formé de boulettes régulières élaborées par un processus très curieux, et la présence de deux petits crochets cuticulaires dorsaux dont le rôle n'est pas bien connu ; des formations similaires sont fréquentes dans le sous-ordre.

Les deux genres très voisins *Lacinularia* Schweigger et *Megalotrocha* Ehrenberg ont la couronne simple, étalée dans un plan frontal, subovale avec un sinus ventral. Mais les individus sont groupés en colonies rayonnantes autour d'une tige de plante avec leurs gaînes, quand elles sont bien développées, confluentes en une boule gélatineuse. Ces colonies peuvent devenir libres et nager en tournant dans l'eau accidentellement dans certaines espèces, de façon normale dans d'autres. Surface (**1906**) a décrit leur curieux mode de formation.

Ce genre de vie est celui de toute la famille des Conochilidés. *Conochilus* Ehrenberg forme des colonies très semblables aux précédentes, quoique les individus soient plus trapus. Leur caractère est dans la couronne, à première vue du même type, mais que la position de la bouche *dorsalement*, sur la bande ciliée, force comme je l'ai montré (**1908**) à faire dériver de la seule plaque buccale par un processus aussi différent de celui des Mélicertidés que celui qui a donné naissance à la « double couronne » d'*Hydatina* ou de *Microcodon*. L'espace qu'elle entoure, au lieu d'être l'espace apical, appartient en réalité à la face ventrale, car on y trouve les deux tentacules latéraux, parfois fusionnés. Dans *Conochiloides* Hlava, qui a des individus isolés ou en très petites colonies, ils ne sont pas remontés aussi haut et restent en dessous de la couronne.

Les Floscularіens comprennent également deux familles. Le grand genre *Floscularia* Oken bien qu'assez homogène, présente des variations intéressantes surtout dans la couronne (voir Montgomery **1904***a*). Celle-ci se compose d'un vaste

entonnoir placé dans l'axe du corps, mais qui morphologiquement, comme je l'ai démontré sur *Stephanoceros* (**1907***a*) représente la seule plaque buccale de l'embryon, dont la ceinture circumapicale et le trochus, semblables à celles du jeune Mélicertien (fig. III), ont complètement disparu chez l'adulte. Les bords de cet entonnoir peuvent être simples, le plus souvent ils sont découpés en lobes dont le nombre, variable de 2 à 7, est en général de 5. Ils portent des cils longs et ténus, non vibratiles en général, qui tantôt sont limités au sommet des lobes, tantôt revêtent toute la bordure. Ils ne servent qu'à opérer la capture des proies, mais chez quelques espèces réadaptées à la vie pélagique, ils redeviennent courts et vibratiles. L'appareil digestif si particulier par son vaste jabot, dilatation du mastax unciné, sera décrit en détail plus loin. L'anus est resté presqu'à la base du pied, la gaîne toujours gélatineuse ne le dépassant souvent pas, les tentacules sont réduits. *Stephanoceros* Ehrenberg avec l'unique *St. fimbriatus* (Goldfuss) n'en diffère que par sa grande taille et les lobes de l'entonnoir prolongés en cinq bras dont les cils sont disposés par petites touffes, disposition ébauchée chez *Floscularia Millsi* Kell.

La curieuse famille des Apsilidés (Foulke 1884 = Atrochidés Wierzejski **1893**) est caractérisée par la régression de l'appareil ciliaire et du tube ; elle est rattachée à la précédente par *Acyclus* Leidy, malheureusement très mal connu, qui a la forme générale d'une Flosculaire, avec un entonnoir sans cils à lobe dorsal très mobile. Il est ovipare. *Apsilus* Metchnikov, le plus commun des trois, est un animal de forme lenticulaire, fixé aux plantes aquatiques par le pied réduit à une ventouse ventrale, avec une grande nasse céphalique en forme de capuchon, très contractile, qui sert à la capture des proies et représente un entonnoir modifié : j'ai pu m'assurer qu'elle se formait comme celui de *Stephanoceros*. L'organisation est semblable à celle d'une Flosculaire ; il est vivipare et l'embryon libre, cilié, très analogue à celui des précédents. Enfin *Atrochus* Wierzejski, qui vit enfoncé dans la vase, est conique, entonnoir

divisé en cinq lobes portant des tentacules non ciliés, anus terminal vu l'absence de pied. Vivipare aussi, mais l'embryon, cilié dans l'utérus, éclôt semblable à la mère.

Les deux ordres qui nous restent à examiner, les Bdelloïdes et les Seisoniens, ont en commun plusieurs caractères qui les opposent aux deux précédents : le corps annelé, divisé en segments télescopables, en rapport avec la progression suivant le mode bien connu des Sangsues ou des chenilles arpenteuses ; la parité des glandes génitales ; l'absence des tentacules lombaires [le premier de ces caractères s'ébauche dans *Notommata torulosa* (Dujardin) et le second existe à l'état rudimentaire dans *Pterodina* d'après Plate **1889**]. Aussi Plate les opposait-il sous le nom de *Digononta* aux autres formant le groupe des *Monogononta*, division reprise par Wesenberg-Lund. En réalité, des raisons importantes militent contre cette réunion : le mastax est trop différent dans les deux ordres pour pouvoir être ramené à un prototype commun déjà isolé de celui des Ploïmes, et l'appareil génital des Seisoniens, de même que le tube digestif des Bdelloïdes, sont uniques dans la série des Rotifères.

Les Bdelloïdes qui sont les plus ubiquistes des Rotifères se divisent en trois familles dont la plus importante et la mieux connue est celle des Philodinidés ; les espèces en sont si voisines les unes des autres que le critérium générique est difficile à trouver. On emploie depuis longtemps la présence et la position des yeux, mais ce caractère est aujourd'hui contesté (voir Murray, **1905** et **1906**) (1). En attendant une revision par un spécialiste du groupe, nous le garderons provisoirement. *Philodina* Ehrenberg avec l'ubiquiste *P. citrina* Ehrbg. les a directement sur le cerveau. La tête et le pied sont divisés en un certain nombre de segments, rétractiles à l'intérieur du segment moyen du tronc, plissé longitudinalement. L'appa-

(1) J'ai pu moi-même m'assurer de son peu de valeur en constatant la présence d'yeux placés comme dans les Philodines chez des individus de *Callidina socialis* Kell. de certaines provenances, tandis que les autres, apparemment semblables, n'en ont pas.

reil rotateur est conforme au type classique représenté par les Mélicertiens ou *Pedalion*, mais subdivisé, par exagération de la disposition bilobée fréquente chez eux, en deux moitiés symétriques, bordées chacune d'un trochus continu dont les cils donnent lieu, par le fait de leur différence de phase, à l'illusion de deux roues tournantes ; elle se retrouve dans tous les genres à trochus ou pseudo-trochus différencié et a entraîné le nom d'un genre, et du groupe entier dans toutes les langues. Le cingulum passe plus bas et revêt au-dessous de la bouche une courte lèvre inférieure. Sur la ligne médiane, plus dorsalement, se dresse la trompe formée de deux articles et terminée du côté ventral par une surface portant des cils mobiles et des soies sensorielles, dorsalement par un ou deux replis hyalins. Son rôle est très important dans la locomotion comme point d'appui antérieur et comme organe des sens. ZELINKA a soupçonné par l'anatomie comparée (1886) et démontré par l'embryologie (1892) qu'elle représente le sommet de la tête, l'aire où s'est différencié le cerveau, plus tard isolée par la division de la couronne et rejetée dorsalement. L'abouchement de l'appareil rétro-cérébral trouvé par moi chez une Callidine (voir plus loin) confirme encore le fait (1).

L'avant-dernier article du pied porte toujours deux faux orteils ou éperons tandis que le dernier, habituellement invaginé, est chez *Philodina* terminé par quatre doigts ou plutôt quatre lobes avec les orifices de nombreuses glandes pédieuses. Dans l'anatomie, le mastax du type dit ramé, précédé d'un conduit buccal très long, la parité des organes génitaux comprenant deux germigènes et deux vitellogènes, le développe-

(1) Nous avons déjà trouvé la différenciation de l'organe rotateur en une partie natatrice et une reptatrice chez *Notommata* ; la partie supérieure ciliée qui joue le second rôle correspond aussi à l'aire apicale et porte un repli cuticulaire analogue à celui de la trompe. Les oreillettes ne dérivent pas des mêmes parties que les disques rotateurs, mais leur sont tout à fait comparables comme formations paires natatrices, invaginables pendant la reptation, et la différence résulte de ce qu'elles se sont isolées avant l'apparition de couronnes ciliaires. On ne saurait donner les Notommatidés comme ancêtres aux Bdelloïdes, mais le rapprochement nous éclaire beaucoup, plus même que celui de ZELINKA avec *Rhinops*, d'ailleurs soutenable avec les mêmes réserves, sur la morphologie de l'extrémité céphalique des Philodinidés.

ment du tentacule nucal sont à noter. Elles sont tantôt ovipares, tantôt vivipares, et dans ce dernier cas, les embryons ne sont pas toujours contenus dans un oviducte et peuvent sortir par effraction de la paroi du corps.

Dans *Rotifer* Schrank les yeux sont placés au sommet de la trompe et le nombre des orteils est de trois. Vivipare. *Actinurus* Ehrenberg n'en est qu'un sous-genre caractérisé par l'extrême allongement du corps auquel font passage des formes telles que *R. elongatus* Weber. *Callidina* Ehrenberg manque totalement d'yeux et a trois orteils ou pas du tout. En général ovipare. C'est le genre le plus nombreux et le plus difficile de la classe. Beaucoup sont commensales des Arthropodes d'eau douce : *Asellus, Gammarus*, larves d'Ephémérides, ou de certaines Hépatiques dont elles habitent les amphigastres. Le g. *Discopus* Zelinka, commensal à la surface du corps des Synaptes, en diffère par sa forme plus trapue et le développement du pied en une grande ventouse (ébauchée chez quelques Callidines) surmontée de deux petits ergots.

Les deux autres familles ne comptent chacune qu'un seul genre : *Adineta* Hudson a un organe rotateur tout différent de celui des Philodines, mais identique à celui de quelques Notommatidés, notamment du genre *Diglena :* une simple surface ciliée ventrale où s'ouvre la bouche, terminée en haut par un repli cuticulaire qui abrite un pinceau de soies sensorielles de chaque côté ; on donne à cette partie le nom de trompe et, bien que non isolée, elle est en effet, homologue de celle des Philodines conformément aux considérations développées plus haut. Ceci témoigne simplement d'une adaptation parfaite à la vie rampante. Son anatomie et son habitus général sont ceux des Philodinidés. Enfin *Microdina paradoxa* Murray, forme très curieuse récemment découverte (**1905** et **1906**), a un appareil rotateur réduit à la trompe et à une ciliation péribuccale et un mastax malléo-ramé spécial, un peu préhenseur, sur lequel nous reviendrons.

Les Seisoniens sont tous marins et commensaux sur les ap-

pendices des Nébalies. *Seison* Grube (fig. IV) rappelle les Bdelloïdes par son corps allongé, divisé en segments invaginables ; mais il est terminé en haut par une tête renflée qui ne porte que deux petits pinceaux de cils de part et d'autre de la bouche.

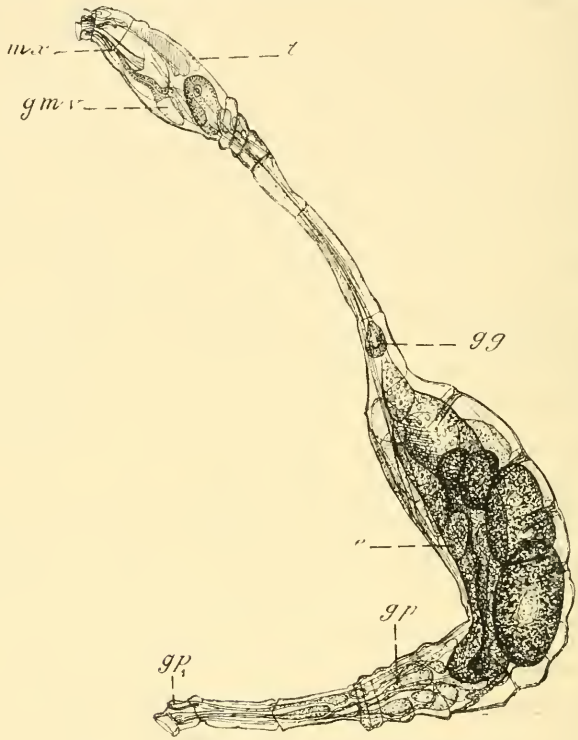


Fig. IV. *Seison annulatus* Claus ♀. Vue latérale × 200.

Elle renferme un appareil glandulaire assez compliqué entourant un mastax tout à fait terminal qui appartient au type virgé, suceur. L'intestin est réduit, le pied terminé par une ventouse où s'ouvrent de nombreuses glandes ; les tentacules latéraux manquent toujours, le nucal est très peu développé. Pas de dimorphisme sexuel, mâle et femelle étant d'organisation comparable. Les organes génitaux snot pairs, ventraux, les ovaires sans vitellogène séparé s'ouvrent au cloaque, les testicules se continuent par un canal déférent à annexes compli-

quées qui s'ouvre dorsalement à la base du cou. Dans *Paraseison* Plate l'organe rotateur est presque toujours nul ou réduit à quelques soies. Le tube digestif est en cul-de-sac comme chez *Asplanchna* et la ventouse du pied n'existe pas. Chez le mâle, le canal déférent, simple, renferme des spermatophores. Enfin *Saccobdella* Van Beneden et Hesse, prise par ces auteurs pour une Hirudinée, est fort mal connue : le corps paraît se terminer par deux ventouses pédonculées.

Nous avons à présent énuméré tous les genres bien fondés de Rotifères, sauf quelques-uns dont les affinités demandent à être précisées par une étude plus approfondie comme *Cypridicola* Daday, *Cordylosoma* Voigt, qui formeront au moins des familles distinctes, ou d'autres assez voisins de ceux que nous avons cités pour qu'il n'y ait pas de doute sur leur place (*Monura* et *Mytilia* près de *Colurus* par exemple). Je résume leurs affinités mutuelles dans le tableau ci-contre, qui n'est bien entendu pas un arbre généalogique. Nous devons à présent comparer ce groupement qui diffère assez de l'énumération d'Hudson et Gosse (voir p. 14) avec celui de Wesenberg-Lund, seule classification originale proposée dans ces dernières années (voir p. 17). On a déjà vu par de fréquentes citations qu'ils ont de nombreux points de concordance ; je tiens à dire à l'honneur de tous les deux qu'ils ont été conçus indépendamment, car le mien était déjà arrêté dans ses grandes lignes avant que j'eusse lu le travail de l'auteur danois. Celui-ci a vu très clairement les véritables rapports d'un grand nombre de genres comme *Polyarthra*, *Ascomorpha*, *Stephanops* qui avaient été méconnus jusqu'ici mais, en a placé d'autres à tort comme *Triphylus* ou *Scaridium*. Son groupement des familles en séries divergentes à partir des Notommatidés n'a que peu de changements à subir et se retrouve en bonne partie dans le tableau ci-contre. Son groupement en ordres et sous-ordres est beaucoup plus contestable. Dans les Notommatinæ, il n'y a pas plus de raison de mettre les Synchætidæ que les Asplanchnidæ ; celles-ci n'ont de rapport avec les Notopsidæ (nos

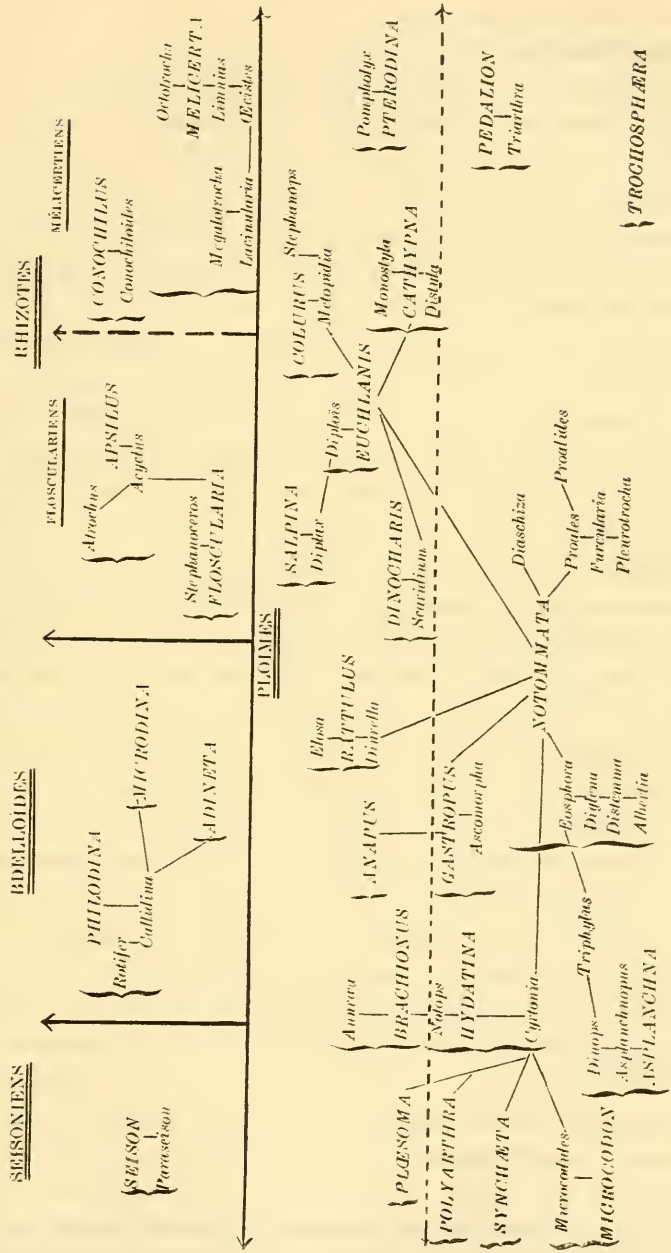
Gastropodidés) que par les Notommatidæ et n'en ont absolument aucun avec les Apsilidæ qui sont de vrais Flosculariens suivant l'opinion classique. De même la réunion des Brachionidæ aux Hydatinidæ est excellente, mais l'adjonction à ces familles des Microcodidæ et Flosculariadæ hautement fantaisiste. Enfin, il n'y a point forcément parenté entre les Mélicertidæ et les Pédalions et Ptérodines dont les caractères communs s'expliquent très bien par les corrélations du mastax et de l'appareil rotateur qu'il a lui-même mises le premier en évidence. Le vieux groupement en ordres emprunté à Dujardin et à Hudson demeure le meilleur avec les corrections que nous avons faites, et il n'y a pas de bonne subdivision des Ploïmes. Ces erreurs proviennent de ce que l'auteur avait, comme le montrent son texte et ses dessins, une connaissance personnelle insuffisante du mastax et de l'appareil rotateur dont l'étude n'était point encore assez poussée pour servir de base à une telle synthèse. Il a pressenti les vrais rapports dans les cas où il les a énoncés plutôt qu'il ne les a démontrés.

Chapitre III. — Rapports des Rotifères avec les autres groupes zoologiques.

En 1892, Zelinka terminait le dernier de ses beaux travaux anatomiques et embryologiques sur les Rotifères par la phrase suivante : « Il résulte des considérations précédentes que les Rotifères montrent, à l'exception des traînées mésodermiques et des cellules primitives du mésoderme, les caractères de la trochophore. Par l'existence d'un ganglion ventral post-oral, ils se rapprochent de la trochophore des Mollusques et sont très près de la souche des Nématodes, Bryozoaires, Brachiopodes et Chétognathes. Par la possession d'un article post-abdominal pendant le développement et la formation de rames mobiles chez *Hexarthra*, ils conduisent aux Crustacés. Dans l'embryologie des Rotifères on pourra trouver

Tableau des rapports mutuels des genres principaux de Rotifères

(Les genres inscrits en capitales sont ceux qui donnent leur nom à la famille réunie dans l'accolade; la ligne interrompue horizontale correspond à l'ancienne division en Loriqués et Illoriqués qui coupe les séries naturelles).



plus tard la preuve qu'ils sont dérivés de la protrochophore des Plathelminthes ».

Faisant abstraction des arguments par lesquels ces rapports sont soutenus et que nous allons soumettre à la discussion, nous verrons qu'à la fin de ce chapitre nous admettrons, à part ce qui concerne les Arthropodes, à peu près les mêmes pour les Rotifères. Il n'en est pas moins vrai qu'un exposé nouveau et critique des faits ne sera pas superflu car des points de vue nouveaux ont été ouverts par les travaux récents, surtout sur le cœlome et les néphridies, et quelques conceptions qui me sont personnelles, exposées dans le mémoire actuel ou dans mon travail sur l'organe rotateur (**1907***a*) forcent à envisager les mêmes choses sous un angle assez différent.

Il est fort peu de groupes zoologiques dont les Rotifères n'aient été rapprochés à un moment donné, et ce n'est point ici le lieu de recenser toutes les opinions émises à ce sujet par des auteurs déjà anciens. Nous avons déjà vu comment Ehrenberg le premier sépara définitivement les Rotifères des Protozoaires et comment les derniers restes de l'ancienne confusion des animaux microscopiques tombèrent d'eux-mêmes à l'avènement de la conception cellulaire des organismes. Pourtant le rapprochement a reparu, sous une forme toute différente et vraiment scientifique, sous la plume du professeur Delage (**1896**). Celui-ci a regardé les Rotifères et Gastrotriches comme pouvant, vu la simplicité de leur organisation et le caractère syncytial de leurs tissus, nous aider à concevoir le passage du Protozoaire au Métazoaire par simple multiplication sur place des noyaux, beaucoup de leurs organes ayant déjà leurs analogues chez les Infusoires les plus différenciés. Nous partageons absolument les idées de Delage à l'égard de la conception polyzoïque des êtres vivants, mais nous devons faire remarquer ce que l'auteur lui-même, qui ne présente la comparaison que comme une image, n'a pas nié, que la plupart des caractères spéciaux des Rotifères paraissent régressifs plutôt que primitifs, vu leurs rapports évidents avec des Vers bien différenciés;

cela sans faire intervenir l'argument de la pluricellularité chez l'embryon des tissus syncytiaux chez l'adulte, qui porte peu pour qui combat l'importance exagérée attribuée à la fameuse « loi biogénétique fondamentale ». Une objection encore plus grave et qui reviendra souvent dans ce chapitre est la suivante : c'est une erreur dans laquelle tombent la plupart des phylogénistes de vouloir faire dériver tout un grand groupe des formes les plus évoluées d'un groupe inférieur, déjà bien spécialisées dans un sens tout différent. Ce n'est certes pas des Infusoires supérieurs qu'il faut faire dériver le Métazoaire : la multiplication des noyaux, puis des cellules, et la différenciation ont dû marcher de pair.

Les rapports des Rotifères avec les Arthropodes ont été soutenus à diverses reprises. Il est inutile de discuter ici l'opinion de Leydig les baptisant pour des raisons assez vagues de « Wimperkrebse », celle de Gosse qui ne craignit pas d'homologuer les pièces du mastax aux appendices buccaux des Insectes, celle de Tessin qui vit dans certains faits embryologiques, existence d'un segment post-anal au début et évolution du blastopore, qui prouvent moins que rien, l'indice d'un rapprochement avec les Crustacés. Plus célèbre est le rapprochement fait par Hudson entre le Pédalion et la larve nauplienne, qui a conduit certains phylogénistes simplistes à y voir la souche des Arthropodes. Nous avons déjà montré que l'importance morphologique donnée à *Pedalion* était fort exagérée, ses appendices se trouvant à l'état d'ébauche dans d'autres formes et d'analogues apparaissant par convergence chez *Polyarthra* qui appartient à une famille différente, et même une Callidine (*C. pinnata* Murray) et un Gastrotriche (*Stylochæta* Hlava). Ils ne sont pas articulés et deux d'entr'eux sont impairs, différence fondamentale avec les Arthropodes (1). Ceci n'est point une preuve, car il est évident qu'avant de pos-

(1) On ne peut guère tirer de conclusions de la fameuse *Hexarthra polyptera* Schmarda qui aurait trois paires de membres, mais qui est assez mal connue pour qu'on aie pu la regarder comme identique à *Pedalion*, ce qui est d'ailleurs peu probable.

séder des appendices articulés et métamérisés, les ancêtres de ceux-ci en ont eu de moins évolués ; la meilleure raison est encore que les Rotifères et spécialement *Pedalion* sont beaucoup trop différenciés pour avoir donné origine à aucun grand groupe qui aurait dû perdre leurs caractères spéciaux pour en acquérir d'autres. Les rapports de *Pedalion* avec les Arthropodes ont été niés par tous ceux qui ont étudié à fond cet organisme, Levander (**1894**), Claus (**1895**) et ceux des Rotifères en général avec eux sont trop lointains, s'ils existent, pour qu'il y ait lieu d'en tenir compte.

On sait que Dujardin réunissait les Tardigrades aux Rotifères ; de fait il est parfois difficile à un faible grossissement de distinguer l'un d'eux de certains Notommatidés massifs. Mais dès qu'on y regarde de près éclatent les différences sur lesquelles il est inutile d'insister ; l'appareil stylifère et le mastax qui ont quelqu'analogie à première vue sont de constitution fondamentalement différente. Les rapports avec les Nématodes par le phylum : Gastrotriches, Kinorhynques, Chétognathes, ne sont guère moins problématiques, car si les relations avec les Gastrotriches sont, comme nous le verrons, fort étroites, celles des derniers avec les groupes suivants le sont à mon sens beaucoup moins.

Venons enfin à la question principale, la théorie de la trochophore élaborée en **1878** par Hatschek, qui ne fit que reprendre l'ancienne idée d'Huxley (**1851**) rapprochant les Rotifères de diverses larves de Métazoaires, développée par lui ultérieurement à plusieurs reprises, discutée et le plus souvent adoptée par les auteurs qui se sont occupés depuis de ces questions. Elle a exercé sur la littérature une telle tyrannie que tous ceux, de Plate et Zelinka à Hlava, qui ont publié des recherches anatomiques approfondies sur le groupe n'ont pas manqué d'annoncer qu'ils les avaient entreprises pour lui apporter confirmation.

La théorie qui considère le Rotifère comme équivalent à la trochophore des Annélides et groupes voisins est d'abord

passible d'une grave objection de principe. Jusqu'à quel point est-il licite de comparer une larve à un adulte, jusqu'à quel point le parallélisme de l'ontogénie et de la phylogénie est-il supporté par les faits pour servir de base à un si vaste échafaudage d'hypothèses ? La chose a été mise en question récemment par MONTGOMERY (**1906**) qui n'hésite pas à denier carrément toute valeur à cette loi. Nous n'avons point ici à discuter ses vues, qui sont une utile réaction contre les généralisations fantaisistes et les pétitions de principe de l'hypothèse de la récapitulation, mais présentée toutefois d'une façon un peu trop absolue. Contentons-nous de dire que toutes les théories phylogéniques et autres actuelles reposent implicitement ou explicitement sur le postulat de la récapitulation et que nous ne saurions les examiner sans l'admettre aussi (1).

Dans la théorie trochophorienne telle qu'elle est d'habitude présentée, il faut distinguer deux questions qui n'ont au vrai rien à voir ensemble : 1° la trochophore représente-t-elle à l'époque actuelle la forme d'un ancêtre des Annélides ? 2° le Rotifère est-il assimilable à la trochophore ? La première affirmation se confond en fait avec la théorie coloniale de la métamérisation, c'est dire qu'il nous entraînerait un peu loin d'en faire ici la critique ou le procès pour lesquels nous renvoyons à l'article déjà cité de DELAGE et surtout à la magistrale réfutation de LANG (**1904**) qui fait l'historique et la discussion de tous les arguments présentés pour ou contre. Mais qu'on l'admette ou qu'on la nie il est possible de répondre affirmativement à la seconde question : dans le premier cas, le Rotifère est le descendant direct de l'ancêtre trochophorien des Néphridiés, sinon cet ancêtre lui-même, dans le second il est simplement une larve d'Annélide qui, par un phénomène de néo-

(1) Je n'entre pas ici, n'ayant pas la compétence nécessaire, dans la discussion des données fournies par le travail de JENNINGS (**1896**), sur la lignée cellulaire de l'Asplanchna ; il semble à tout le moins que son type de clivage s'écarte assez rapidement de celui qu'on regarde aujourd'hui comme commun aux Annélides, Mollusques et Turbellariés.

ténie, aurait acquis des glandes génitales et serait devenne un organisme autonome : c'est le point de vue soutenu principalement par LANG, adversaire acharné de la conception coloniale (**1884** et **1904**). Pour l'examiner, il n'y a pas d'autre procédé que de passer sommairement en revue les divers points de l'organisation d'un Rotifère pour les comparer à leurs correspondants chez la trochophore et dans les groupes voisins à l'état adulte.

Liquidons d'abord un point qui n'est pas sans importance au point de vue de la comparaison : l'Annélide ne forme-t-elle qu'un avec la trochophore qui s'allonge et se segmente pour la former, ou représente-t-elle un individu différent qui bourgeonne sur la trochophore plus ou moins comparable à une méduse, comme l'a soutenu surtout Kleinenberg et plus récemment Woltereck ? Au fond c'est comme dans la plupart des cas du même genre une simple question de mots liée à l'abus dans la science du terme mythologique de « métamorphose ». Le pluteus ne se métamorphose pas en Oursin ou la trochophore en Annélide ; il n'y a dans ces cas simples qu'un individu qui forme des organes transitoires, les résorbe, en pousse d'autres, et il y a tous les intermédiaires entre ce développement métagénétique et le développement parfaitement direct, si tant est qu'il existe.

La comparaison de la forme générale chez les Rotifères et les trochophores est sans intérêt, étant donnée son extrême variabilité dans les uns et dans les autres. En particulier il n'y a aucune importance à attribuer au fameux genre *Trochosphœra* souvent considéré comme fournissant un argument de premier ordre à la conception de HASTCHEK : sa forme parfaitement arrondie est aussi rare chez les Annélides que chez les Rotifères, et représente une adaptation secondaire ainsi que tous les points de son organisation comme nous l'avons déjà noté. Quant à la discussion fastidieuse de l'homologie des différentes parties de l'Annélide avec celles de la trochophore et du Rotifère, nous la considérons comme radicalement

dépourvue de base et renvoyons pour sa critique à l'excellente étude de RACOVITZA (1896). Un seul point doit retenir notre attention : la présence dans presque toutes les formes du groupe d'une partie post-anale différenciée en vue de la fixation, le pied. Nous avons vu que sa formation progressive est aisée à suivre ; il constitue néanmoins une différence importante avec la trochophore, car il est bien évident, vu les intermédiaires, que les quelques genres qui n'en ont pas l'ont perdu par adaptation à des conditions spéciales, surtout à la vie pélagique (1).

Une question fort importante au contraire est celle du cœlome, avec celle des néphridies qui lui est immédiatement connexe. Sans entrer dans les discussions sans fin soulevées par la question du mésoderme, et en restant sur le terrain des faits anatomiques et embryologiques, on sait que chez les Platodes l'espace compris entre l'ectoderme et l'endoderme est rempli d'un parenchyme qui dérive principalement de l'ectoderme et différencie les fibres musculaires. Chez la trochophore il en existe un semblable épars dans le reste de la cavité de segmentation, du blastocœle, et donnant origine aux muscles larvaires ; chez l'adulte au contraire, les sacs cœlomiques nés des initiales mésodermiques qu'a fournies l'endoderme près de l'extrémité inférieure envahissent le blastocœle, refoulent le mésenchyme primitif et forment la cavité cœlomique revêtue d'un épithélium dont l'épithélium génital n'est qu'une modification locale et dont la paroi constitue la musculature du corps et du tube digestif. Chez les Mollusques, elle ne donnerait que le péricarde, les reins et les sacs génitaux. Cet ectomésoblaste et ce cœlomésoblaste sont bien distincts puisqu'ils se succèdent chez le même être, et une théorie extrêmement séduisante et féconde, émise d'abord par Bergh, puis défendue par Meyer et par LANG qui en a donné un lumineux exposé (1904)

(1) THIELE (1891) a admis que les Rotifères dérivent d'animaux fixés ; il me paraît plus probable qu'ils ont été dès le début des animaux benthiques, mauvais nageurs, rampant et se fixant temporairement sur les supports.

envisage le second comme né de poches génitales agrandies et devenues indifférentes dans la plus grande partie de leurs parois : le cœlome est un *gonocœle*.

Si nous appliquons à présent ces données aux Rotifères, nous voyons une vaste cavité du corps qu'on pourrait prendre pour un cœlome ; mais il n'est tapissé d'aucun épithélium et ne renferme d'habitude comme mésoderme que quelques cellules plus ou moins fixes dont l'origine n'est point connue, et les muscles qui le traversent, que Zelinka a démontré provenir de l'ectoderme : c'est donc un ectomésoblaste comparable au parenchyme des Turbellariés dont il ne diffère qu'anatomiquement, par sa raréfaction qui laisse libre la cavité blastocœlienne ; de fait, j'ai constaté chez *Apsilus lentiformis* Metchn. que chez certains individus celle-ci est remplie par un tissu à mailles larges, véritable conjonctif, formé de cellules ramifiées et anastomosées entr'elles et avec les néphridies. Plate (**1886***b*) signale la même chose chez *Pterodina*. Au contraire, l'ovaire du Rotifère dérive de l'endoderme (Zelinka) : il représente par son origine et sa position, comme l'avait déjà vu Hatschek, les initiales mésodermiques de la trochophore, ce qui confirme l'origine génitale du cœlome. La théorie est donc encore ici en parfait accord avec les faits et il est en tous cas, utile de retenir que le Rotifère est à ce point de vue au stade ectomésoblastique des Platodes, plus primitif que celui du Mollusque ou de l'Annélide adulte.

De même qu'on admet la dualité du mésoderme, certains auteurs ont admis la dualité des néphridies. Au premier stade correspondraient les pronéphridies, ramifiées et terminées par des ampoules vibratiles closes, des Platodes, comme le rein primitif (ou céphalique) de la trochophore. Au second, les néphridies largement ouvertes dans la cavité générale que beaucoup d'auteurs considérent encore comme les néphridies par excellence. En fait la répartition se fait bien ainsi, mais les travaux récents, et tout spécialement ceux de Goodrich, étendus dans le groupe des Annélides par

Fage (**1906**), dont le travail renferme un bon exposé de la question, ont établi que les deux formes de néphridie ne sont point essentiellement différentes, que l'une dérive de l'autre par une série d'intermédiaires qui peuvent coexister, comme se remplacer, dans un même groupe. Chez un grand nombre d'Annélides (Phyllodociens p. e.) existe encore à l'état adulte en dehors de la maturité génitale une néphridie parfaitement close, dont les solénocytes ne sont qu'une différenciation de la flamme vibratile des Platodes. L'acquisition d'un néphrostome ou d'un pavillon cilié permanent se fait progressivement dans d'autres familles. De même au cours du développement, impossible d'établir une différence essentielle entre la néphridie céphalique et la néphridie somatique puisque la première peut présenter un néphrostome (*Arenicola*) ou des solénocytes (*Polygordius*). En somme l'appareil excréteur des Vers, Mollusques, et même Chordés, est un d'un bout à l'autre de la série ; mais la néphridie ramifiée, à flammes et ampoules closes, des Rotifères (1) et du *Dinophilus* représente, un stade plus ancien, celui des Platodes, qui n'existe plus qu'à l'état larvaire dans les groupes supérieurs.

Nous ne possédons pas encore les données nécessaires pour apprécier la valeur du système nerveux des Rotifères au point de vue qui nous occupe. Jusqu'à Zelinka, le seul centre connu chez nos animaux était le ganglion cérébral ; l'absence de chaîne ventrale, et même de commissure sous-œsophagienne, était considérée comme une différence importante entr'eux et la plupart des Métazoaires à symétrie bilatérale. Dans son travail sur *Discopus* (**1888**) cet auteur décrivit non seulement un ganglion sous-œsophagien mais une double chaîne latérale de cellules nerveuses se fermant par un ganglion dans la région du pied, en un mot un véritable système nerveux de Mollusque. Il est par malheur difficile de généraliser ces notions : les chaînes latérales n'existent certainement pas chez les grosses espèces

(1) Il n'y a plus à contester que les ampoules vibratiles des Rotifères ne soient closes, bien que la chose ait longtemps été en discussion.

de Ploïmes et de Rhizotes où on les eût aperçues depuis longtemps. Le ganglion sous-œsophagien, retrouvé par l'auteur chez *Callidina* et par HLAVA (**1905**) chez *Conochiloides* paraît assez général, car je l'ai constaté, autant que les techniques employées par moi s'y prêtaient, dans un certain nombre de Ploïmes. Mais il s'agit là, d'après les coupes de ces auteurs comme les miennes, non d'un centre indépendant, mais de cellules logées dans la masse du mastax dont la nature nerveuse demanderait même à être confirmée par des méthodes appropriées : ZELINKA lui-même a admis qu'il pouvait s'agir d'un ganglion du mastax qui, plutôt qu'au ganglion sous-œsophagien des Annélides, répondrait aux formations nerveuses annexées à leur bulbe maxillaire.

La discussion est d'ailleurs assez oiseuse : les ganglions se développent là où ils ont quelque chose à innerver et il est puéril de chercher à établir des homologies précises entre des formes un peu distantes. Il est vraisemblable que le système nerveux des Annélides d'une part, des Rotifères de l'autre, s'est constitué par condensation progressive d'un plexus diffus, comme on l'observe dans la série des Planaires, en suivant le plan d'organisation de chacun d'eux, et non que les Rotifères ont eu des centres ventraux qu'ils ont perdu depuis. Le ganglion du pied, que j'ai retrouvé aussi, notamment chez *Hydatina*, doit avoir accompagné la différenciation de cette partie post-anale. Le système nerveux sous-ombrellaire de la trochophore, souvent considéré comme une différence importante entr'elle et le Rotifère, répond de même à des besoins d'innervation locale. (On sait que ZOGRAF **1897** a attribué valeur nerveuse aux renflements protoplasmiques de la couronne, en rapport avec le cerveau par de nombreux filets et qui se colorent comme lui par sa méthode d'imprégnation osmiée).

Très importants au contraire parce que spéciaux absolument aux Rotifères et Gastrotriches et à peu près constants dans les deux groupes sont les tentacules sensitifs, typiquement

au nombre de deux paires, réduits à trois chez la plupart des Rotifères par fusion des supérieurs. Ils manquent absolument à la trochophore, bien qu'HATSCHEK n'ait pas craint de les attribuer à l'ancêtre hypothétique qu'elle représenterait ; ce sont bien plutôt des acquisitions qui témoignent d'une longue évolution. Nous parlerons plus loin des rapports assez vagues de l'organe rétro-cérébral avec d'autres formations glandulaires juxta-nerveuses des Vers.

Dans l'appareil digestif, la seule portion importante à notre point de vue actuel est le mastax, dont nous étudierons plus loin en détail la structure et les rapports. J'ai déjà montré (**1907-1908**) que bien qu'évidemment homologue des formations stomodéales des groupes voisins, bulbe maxillaire et radula, il ne saurait être considéré comme dérivant de l'un d'eux ou réciproquement, et que l'un et les autres prennent leur origine dans le pharynx triradié des Turbellariés.

Il nous faut par contre insister sur l'importance phylogénique de la ciliation, véritable point nodal de cet exposé, car mon travail sur l'appareil rotateur (**1907***a*), dont j'avais réservé jusqu'à présent les conceptions générales, m'a conduit à une conception totalement différente de celles qu'on admet en général et qui a été à peine soupçonnée par MONTGOMERY (**1906**). C'est un des principaux arguments, le seul parfois dans les ouvrages élémentaires, en faveur du rapprochement du Rotifère et de la trochophore, que d'attribuer à l'un et à l'autre une couronne ciliaire préorale (ou mieux supraorale) et une postorale (infraorale). Mais quiconque consulte la littérature, et mieux encore examine les animaux eux-mêmes, s'aperçoit que dans les uns et les autres la variabilité est extrême : rappelons pour mémoire que toute une terminologie a été créée pour désigner ces variétés chez les larves d'Annélides. Il est plus scientifique de dire avec LANG (**1904**) qu'une ciliation réduite à des couronnes de nombre et de disposition assez divers n'existe en dehors des Rotifères que chez des organismes larvaires et doit donc être considérée comme im-

pliquant un rapport entre les uns et les autres (1). Mais nous ferons immédiatement remarquer que les Rotifères et les larves précitées sont chez les Artiozoaires les seuls organismes dont le déplacement s'effectue uniquement par natation à l'aide de cils vibratiles (les Turbellariés sont rampants autant et plus que nageurs) et que si des causes générales influent sur la cilia-

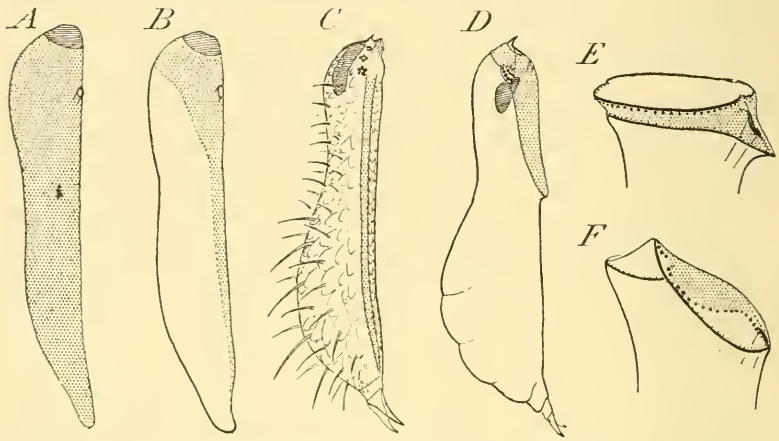


Fig. V. Schéma de l'évolution possible de la ciliation chez les Trochelminthes : A, ciliation indifférenciée du type planariforme ; B, sa localisation sur l'extrémité supérieure et la face ventrale ; C, ciliation de Gastrotriche ; D, de *Notommata* ; E, appareil rotateur du type *Pedalion* (à trochus) ; F, du type *Hydatina* (à pseudotrochus).

tion, il n'est pas étonnant qu'elles aient produit les mêmes effets sur les uns et les autres.

Ces causes existent à coup sûr et nous pouvons essayer de nous en faire une idée approximative. Supposons un organisme plus ou moins planariforme, un peu allongé, (fig. V *A*), cilié, qui soit arrivé, par une différenciation liée à l'acquisition de la symétrie bilatérale dont les Planaires nous offrent tous les stades, à localiser son cerveau au pôle supérieur et sa bouche dans la partie supérieure de la face ventrale. Comme tous les organes primitivement diffus qui tendent à se concentrer et

(1) Il y a deux Annélides (en dehors de *Dinophilus* où la disposition est très variable) qui ont des couronnes ciliaires à l'état adulte : chez *Ophryotrocha puerilis* ce sont les couronnes larvaires qui ont persisté, mais *Nerilla antennata* n'en a pas à la naissance et les acquiert ultérieurement.

à se régulariser au cours de l'évolution, les cils se localiseront en certaines parties et seront remplacés sur les autres par une cuticule qui protège plus efficacement le corps. Ces parties sont forcément : la partie supérieure en vue de la progression et le voisinage de la bouche en vue de l'adduction des aliments, ainsi que la face ventrale si l'animal rampe aussi bien qu'il nage [chez certaines Planaires (g. *Genostoma* Dörler commensal des Nébalies p. e.) la ciliation est déjà localisée à la face ventrale]. Si nous nous rappelons que l'ectoderme apical a subi une transformation nerveuse sur place (il ne s'invagine que plus tard) et ne peut par conséquent porter de cils (mais bien des soies sensitives, etc.) nous nous apercevrons que voilà presque réalisé le schéma général auquel nous a conduit l'étude de l'appareil rotateur (*B*) (1). Je renvoie à mon précédent mémoire pour les variations qu'il a subies sous l'influence du genre de vie : maintien de la ciliation uniforme avec exagération de la plaque ventrale et régression de la ceinture circumapicale chez les formes rampantes (*D*), régression au contraire de la première et différenciation, comme je l'ai montré, par plusieurs procédés distincts (*E* et *F*) de deux ceintures de cils plus longs (liées aux simples causalités mécaniques de l'action sur l'eau), chez les formes nageantes (ou fixées pour l'adduction de la nourriture). La conception de Joliet (1883) reprise par Wesenberg-Lund (1899) qui considère le champ cilié uniforme de *Diglena* comme primitif est donc juste jusqu'à un certain point ; mais ces auteurs n'avaient pas assez étudié l'anatomie comparée de l'organe pour comprendre ses rapports avec les autres.

On peut faire à cette théorie qui considère la bande et le champ cilié comme primitifs, les cercles ciliaires en étant une différenciation secondaire, une objection : la ceinture supraorale qu'on nomme trochus chez les Rotifères, prototroque chez les Annélides et Mollusques, apparaît souvent dans l'embryo-

(1) L'absence de cils sur l'aire apicale, qui paraît plus étendue que le champ cérébral proprement dit, peut aussi tenir à leur faible efficacité pour la progression.

logie des uns et des autres avant le reste de la ciliation (voir ZELINKA **1892** pour *Melicerta* ; chez *Callidina* par contre d'après le même auteur l'appareil rotateur apparaît comme une bande circumapicale d'un aspect spécial remplacée ensuite par la zône ciliée avec ses couronnes). De plus il y a un grand nombre de trochophores où il existe seul. On pourrait répondre qu'étant formé de cils beaucoup plus grands et plus différenciés que ceux du reste, il est naturel qu'il soit apparu dans la suite de meilleure heure, mais il est possible aussi qu'au cours de la phylogénie, il se soit développé chez des formes encore uniformément ciliées, de même que le péristome des Infusoires Hétérotriches et Péritriches auquel il est absolument comparable, et toujours pour des raisons du même ordre : on peut remarquer que dans toutes les formes qui possèdent un tel cercle ciliaire prédominant, il est situé au point le plus large du corps : équateur chez les trochophores plus ou moins globuleuses, les *Halteria* dans les Infusoires, base supérieure dans les formes tronconiques comme d'autres trochophores, les Hydatines, les Stentors et Vorticelles, etc., qui est évidemment celui où les cils ont le plus grand champ d'action et la plus grande résistance à vaincre (C'est à un but analogue que répond la différenciation des oreillettes chez les formes renflées postérieurement, qui ne nagent que par moment : reporter les cils les plus actifs en dehors du maître-couple ; il est à remarquer qu'elles sont d'autant plus longues que l'animal est plus renflé).

Il est évident d'après ce que nous venons de dire que la différenciation de l'appareil ciliaire a dû suivre la même voie quel que soit l'organisme considéré et qu'à partir d'ancêtres uniformément ciliés les diverses formes de trochophore comme les diverses formes de Rotifères ont pu se constituer sans avoir jamais possédé d'ascendant commun qui réalisât leur type le plus général. Il serait aisé de montrer que toutes les trochophores dérivent du même schéma : le sillon cilié entre les deux couronnes principales est connu dès longtemps et la ciliation ventrale existe chez beaucoup de formes. Quant à la répétition

des couronnes (polytroquie) ou plutôt des bandes ciliées elle est en rapport avec l'allongement ou le début de la métamérisation. Les couronnes des trochophores sont des acquisitions secondaires favorisant la dispersion des larves, non des organes ancestraux, et leur évolution n'est nullement parallèle à celle des organismes adultes. Rappelons enfin, en passant, pour prouver la généralité de ces conceptions, que la ciliation d'une larve d'Echinodermes se ramène essentiellement à une plaque buccale entourée de cils plus longs qui se lobe et se complique quand la larve acquiert des bras, et qu'il existe une plaque syncipitale chez *Antedon* et des couronnes multiples dans la Doliolaire des Holothuries.

Nous pouvons à présent conclure et porter un jugement motivé sur la seconde partie de la théorie de la trochophore. Il est aisé de voir d'après ce qui précède que nous la considérons comme parfaitement superflue. Beaucoup des caractères que nous avons passés en revue sont communs aux Rotifères et à la trochophore. Mais tous ceux (mésenchyme, néphridies) qui sont des caractères larvaires par rapport aux Annélides et aux Mollusques et sur lesquels on s'est fondé pour cette homologation sont des caractères d'adultes par rapport aux Platodes, aux Turbellariés par exemple, et il n'y a franchement aucune raison de faire un rapprochement plutôt que l'autre. Nous venons de voir la valeur du seul qui n'existe pas ailleurs à l'état adulte, la ciliation. Si on n'admet pas la théorie coloniale reste seulement l'hypothèse de la néoténie, possible mais absolument gratuite : aucun fait ne vient faire soupçonner que les ancêtres des Rotifères aient jamais possédé une métamérie, un cœlome bien développé, etc., et il n'existe aucune preuve qu'un groupe quelconque du règne animal ait jamais pris naissance par ce procédé. D'ailleurs, contrairement à l'opinion de Hatschek reprise par Lang, une trochophore qui acquerrait des organes génitaux ne devrait nullement être placée parmi les Rotifères : il lui manquerait toute une série d'organes caractéristiques, le pied, le mastax, les tentacules. Si l'on admet

comme Lang (**1904**) l'a soutenu, et comme beaucoup d'auteurs ont tendance à l'accepter, la dérivation des Annélides et de la plupart des Métazoaires bilatéraux aux dépens d'êtres planariformes allongés, ciliés, présentant des gonades simples de Némertes et des néphridies closes et ramifiées dans un blastocœle, il est tout aussi aisé d'en faire dériver les Rotifères : il suffit de modifier la ciliation comme nous l'avons expliqué, et le mastax se rattache aisément à leur pharynx sans doute triradié.

Il existe un groupe étroitement allié aux Rotifères qui nous facilite la conception de ce passage, c'est celui des Gastrotriches. La forme générale y est plus rapprochée de celle des Planaires, l'ouverture des néphridies vers le milieu du corps est sans doute plus primitive, le pharynx triradié auquel nous avons fait appel y existe et la ciliation se ramène au schéma de l'appareil rotateur, en supposant la ceinture circumapicale dissociée en bouquets de flagelles dont les principaux sont les analogues des oreillettes, et la plaque buccale étendue sur toute la face ventrale, en rapport avec la reptation (fig. IV, *C*). Son partage en deux par une bande médiane écailleuse est secondaire ; il ne semble pas exister d'ailleurs chez certaines formes inférieures très mal connues, nettement planariformes : *Turbanella hyalina* Schulze (**1853**), peut-être *Hemidasys agaso* Claparède, *Zelinkia plana* (identique au moins génériquement à *Turbanella*) et *Philosyrtis monotoides* Giard (**1904**). D'ailleurs la similitude des Gastrotriches et de certains Notommatidés est frappante et a été reconnue dès longtemps (voir Metchnikov **1866**). Ehrenberg était dans le vrai contre presque tous ses successeurs en qualifiant d'appareil rotateur la ciliation des Gastrotriches et nos travaux ont eu pour résultat d'atténuer beaucoup les deux principales différences admises entre les deux groupes : mastax et appareil rotateur (l'appareil génital hermaphrodite est encore très mal connu). Le pied et les tentacules sont d'une extrême importance pour le rapprochement. Le groupe des Trochelminthes créé par

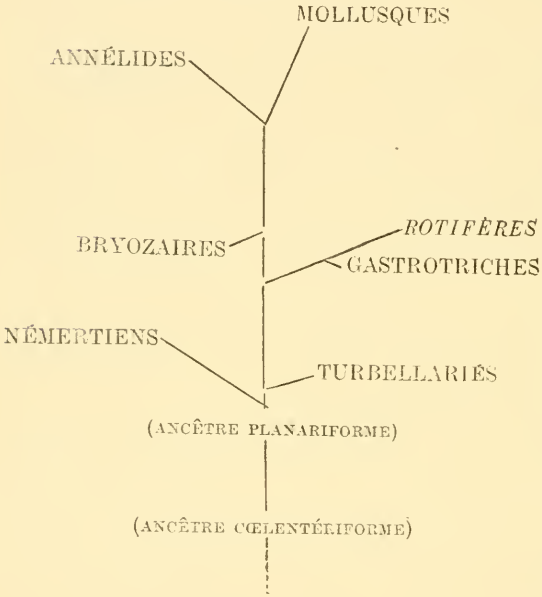
Zelinka et adopté par Delage et Hérouard (**1897**) est parfaitement justifié.

Parmi les divers groupes de Vers et Vermidiens, on peut encore trouver aux Rotifères des affinités avec les Géphyriens les Brachiopodes, les Axobranches, sur d'assez vagues caractères larvaires qui ne méritent aucune considération. Les rapports avec les Bryozoaires ont plus d'intérêt : le cyphonaute dont Ehrenberg faisait un Rotifère semble avoir l'homologue du pied dans son sac interne dévaginable et celui du cerveau avec l'appareil rétro-cérébral dans l'organe neuroglandulaire antérieur. Mais la position de la bande ciliée est toute différente, de même que la présence d'un second ganglion apical qui ressemble plus à une plaque syncipitale : la différence est d'ailleurs la même avec la larve des Endoproctes, beaucoup plus voisine de la trochophore (voir Seeliger **1906**). Ce que nous avons dit de la valeur de la ciliation larvaire nous dispense d'y chercher une explication, ainsi que de discuter les rapports soutenus par Hartog (**1897** et **1901**) avec le Pilidium des Némertes, qui conduisent aussi à une orientation bizarre.

Le rapprochement avec les Mollusques s'impose pour les mêmes raisons que pour les Annélides, et il est étonnant que la théorie trochophorienne parle toujours de celles-ci et jamais de ceux-là : sans doute l'hypnotisme de la métamérisation, dont l'absence serait justement un point de rapprochement. La similitude de certaines de leurs larves avec les Rotifères va même plus loin : le voile et l'appareil rotateur sont très exactement comparables, ayant le caractère commun d'être de véritables organes séparés du reste du corps au lieu de n'en être qu'une zone comme chez les larves d'Annélides. Le voile d'un embryon de *Doris* est non pas analogue, mais identique, à l'appareil rotateur du *Pedalion* par exemple : même forme bilobée, même bande ciliée bordée d'un trochus très développé et d'un cingulum, même lèvre inférieure formée par la plaque buccale et qui, chez le Mollusque, deviendra le pied. La lèvre inférieure du Pédalion et de la Mélicerte, si développée chez

Notommata (*Copeus*) *copeus* est en effet, le véritable homologue du pied des Mollusques, comme on le conçoit aisément : ce qui fait le Mollusque, ce qui le distingue du Ver ou de l'Arthropode et domine toute son organisation (notamment le système nerveux), c'est la séparation de son tégument en deux zones que montre bien la coupe transversale d'un Amphineure par exemple, l'une dorsale, protectrice, le manteau qui peut sécréter une coquille, l'autre ventrale, locomotrice, le pied qui sert à la progression par ses cils d'abord, puis par ses mouvements musculaires. Or cette séparation se retrouve chez les Rotifères à l'état d'ébauche au moins chez les formes rampantes, bien que la prédominance de la natation ne lui ait pas permis d'atteindre un degré aussi élevé.

Tableau des rapports des Rotifères avec les groupes voisins.



Nous résumerons nos idées sur la position réciproque des Rotifères et des groupes voisins dans le tableau ci-dessus, qui n'a, bien entendu, pas la prétention d'être un arbre généalogique, impossible à constituer dans les groupes sur lesquels la paléontologie est muette.

Chapitre IV. — Les Rotifères dans leurs rapports avec les milieux physiques et les autres êtres vivants.

Il nous faut maintenant replacer les animaux dont nous nous occupons dans la nature dont nous les avions isolés et considérer, en rapport avec les données anatomiques et systématiques que nous avons résumées, leurs relations réelles avec les facteurs physiques et organiques du milieu qui les entoure.

C'est un lieu commun de répéter que les Rotifères habitent en grande majorité les eaux douces ; jusqu'à ces derniers temps les divers auteurs qui ont traité cette question et étudié leurs formes marines, Hudson (**1889**), Daday (**1892**), Lie-Pettersen (**1905**) etc., ont en général admis l'idée que le groupe aurait pris son origine dans les eaux douces et que la plupart des formes marines étaient secondairement réadaptées. Tout récemment, Zelinka (**1907**) a émis et soutenu des idées précisément contraires qu'il a appuyées sur des données nouvelles tirées du matériel de la *Plancton Expedition* et sur une statistique très complète relative aux Rotifères marins. Il est nécessaire ici de discuter brièvement son opinion à laquelle je ne saurais, pour ma part, souscrire.

De la statistique de Zelinka, il résulte que 156 espèces ont été trouvées dans la mer, dont 78 se trouvent aussi dans l'eau douce. Il attache une grande importance au fait qu'il y a 22 formes propres au plancton marin, contre 16 seulement au plancton d'eau douce. Ces chiffres seraient passibles de quelques critiques : d'abord la délimitation des formes purement pélagiques est, dans les deux cas, tout à fait arbitraire : nous dirons plus loin combien il est difficile chez les Rotifères de séparer les formes de pleine eau des formes littorales et benthiques qui se mêlent souvent à elles, et beaucoup d'espèces pourraient à juste titre être ajoutées ou retranchées dans les deux listes qui ont été compilées d'après les déclarations d'auteurs différents. De plus il y a dans la première plusieurs

espèces mal définies ou faisant double emploi. Chose plus grave, plusieurs d'entr'elles n'ont été signalées que dans la partie Est de la Baltique où la salure est fort inférieure à la normale et devraient être déduites comme formes d'eau saumâtre. Je crois donc plus près de la réalité les chiffres de Lie-Pettersen qui ne compte comme vraiment pélagiques dans la mer du Nord que 5 *Synchæta*, 1 *Rattulus* et 1 *Anuræa*.

Enfin une comparaison ne portant que sur les formes pélagiques et uniquement pélagiques ne prouve rien, parce qu'elles ne sont à aucun degré des formes primitives, dans nul groupe animal sans doute, et moins que dans tout autre, dans les Rotifères où, comme nous l'avons assez montré, elles représentent le terme des séries évolutives et sont en nombre très faible par rapport aux formes benthiques qui sont aussi les plus variées. De ces formes Zelinka en compte seulement 56 dans la mer, sur lesquelles il y aurait à faire des réserves analogues aux précédentes, tandis que leur nombre dans l'eau douce, déduit d'une simple compilation, également sans revision, des espèces décrites jusqu'à ce jour, dépasserait 900.

Mais il y a une chose plus importante que le nombre brut des espèces, c'est leur répartition dans la classification : quatre genres, les trois Seisoniens et *Discopus*, sont seuls exclusivement marins ; inutile de répéter qu'ils sont parmi les formes les plus différenciées du groupe, et ont un mode de vie très spécial. Dans tout le reste, on ne peut guère compter que les genres *Synchæta*, et peut-être *Colurus* (à reviser d'ailleurs) qui aient autant ou plus d'espèces marines que d'eau douce ; dans tous les autres les espèces marines sont une petite minorité. Quand on voit un genre comme *Asplanchna*, que Zelinka compte parmi les genres marins, avoir de nombreuses espèces dans l'eau douce, une dans la Baltique, mer à salure faible, aucune dans les mers à salure normale, il est difficile de ne pas conclure qu'il est essentiellement et primitivement d'eau douce. Même dans *Synchæta* plusieurs espèces qui se rencontrent dans les eaux-saumâtres et sont de ce fait très euryhalines (voir la réparti-

tion qu'a indiquée Rousselet, **1902***a*) peuvent vivre dans l'eau à salure normale et s'y rencontrent en effet de temps en temps près des côtes sans y avoir pour cela leur lieu d'élection. Les Rhizotes ne sont pas représentés dans les mers franchement salées, les Bdelloïdes n'y ont qu'une espèce. En aucun cas, ce qui est le point capital, les formes marines ne paraissent plus primitives que les formes d'eau douce ; les genres qui en possèdent sont épars sans ordre dans la classification.

Enfin quiconque a observé soi-même la faune littorale marine, parmi les algues, a été frappé de sa pauvreté, de la rareté des espèces et des individus de Rotifères comparée à leur prodigieuse abondance et variété dans la faune d'eau douce correspondante. Dans le plancton marin également les Rotifères sont plutôt une exception dans la plupart des mers ; il suffit pour s'en rendre compte de feuilleter les innombrables travaux dont il a été l'objet ; ils sont un élément presque constant et souvent dominant dans le plancton d'eau douce. Ajoutons que dans les eaux saumâtres on en trouve déjà beaucoup plus que dans la mer (1) et que parmi les mers à salure normale les plus riches de beaucoup sont celles qui confinent à des lagunes ou à de grandes régions dessalées comme la Mer du Nord, elle-même moins riche que la Baltique.

C'est assez pour se convaincre que l'ancienne hypothèse était la vraie et que les Rotifères, constitués comme groupe en eau douce, ne sont dans la mer que des immigrants mal acclimatés. Espérer la découverte de nouvelles formes marines en grande abondance, comme le fait Zelinka, est illusoire, la faune marine, surtout pélagique, étant déjà pas mal explorée ; c'est ce qu'il appelle lui-même « baser des conclusions sur notre ignorance plutôt que sur notre science ». Jusqu'à son travail de **1907**, il était vrai que les Rotifères marins, tant pélagiques que benthiques, n'avaient été observés qu'au voisinage immédiat des côtes et à des profondeurs inférieures

(1) Et même plus dans les étangs à salure normale mais limités comme l'étang de Thau que dans la mer ouverte, je l'ai moi-même constaté.

à 25 m. (Lie-Pettersen) ; il reste qu'il nous a fait connaître une très curieuse exception, la présence en grande abondance d'un plancton à *Synchœta* et *Rattulus* en un point très limité au milieu de l'Atlantique N. par 400 m. de profondeur. Il se peut qu'on signale d'autres cas analogues, mais je crois être fondé à dire qu'ils resteront des exceptions, explicables, comme celle-ci, par des considérations de courants et d'abondance locale de nourriture auxquelles Zelinka attache lui-même une grande importance et qui ont permis l'entraînement et la multiplication, peut-être la transformation, de formes littorales. Je n'ai pas besoin d'ajouter que je considère l'idée d'expliquer la présence des mêmes espèces en Europe et en Amérique par une adaptation convergente de formes marines comme tout à fait inacceptable.

Comme dernier argument en faveur de ces idées, on peut montrer que ce sont les conditions de la vie dans les eaux douces qui ont imprimé aux Rotifères leurs caractères les plus spéciaux au point de vue de l'évolution et même de la morphologie. J'ai déjà essayé de montrer (**1907***e*) comment était liée à ces conditions, notamment au desséchement fréquent ou aux variations de température rapides, l'hétérogénèse, la formation d'œufs d'hiver ou de résistance fécondés d'une part, la multiplication rapide par parthénogénèse d'autre part, et, comme dernière conséquence, le dimorphisme sexuel lié au rôle accessoire des mâles (1). Notons que parthénogénèse et dimorphisme paraissent exister de même chez les formes marines, à l'exception des Seisoniens ; or ils sont absolument exceptionnels, en dehors des parasites, dans les groupes essentiellement marins. Cette question de la parthénogénèse est certes la plus importante de la biologie des Rotifères, par celle de la détermination du sexe qu'elle implique immédiatement, et n'est point près d'être résolue.

(1) Le dimorphisme sexuel, comme on le salt, n'existe pas chez les Seisoniens, exclusivement marins. Des mâles pygmés sont connus chez les Rotifères marins, notamment les *Synchœta* du plancton, mais leur rôle et la formation d'œufs d'hiver n'ont jamais été recherchés.

Après la découverte de la dioïcité des Rotifères par DALRYMPLE (1849), COHN (1856) émit le premier l'idée, par analogie avec les Cladocères, que les œufs d'hiver (mieux œufs de durée ou de résistance), étaient liés à la fécondation. PLATE (1886) soumit la question à l'expérimentation, constata la fécondation hypodermique chez l'Hydatine [WEBER (1888) a vu un accouplement cloacal chez *Diglena catellina ;* nous n'en sommes pas encore plus avancés sur la valeur relative de ces deux modes de copulation], mais admit qu'elle n'était pas suivie d'effet et ne représentait qu'un processus en voie de régression. Il reconnut que dans cette espèce (la conclusion n'est pas générale) chaque femelle ne pond qu'une seule sorte d'œufs. MAUPAS (1890 et 1891) démontra au contraire que les œufs d'hiver ne pouvaient provenir que de ♀ fécondées, mais que la fécondation n'était effective que sur des animaux très jeunes. Il crut pouvoir admettre que la température agissait directement sur l'œuf au moment de la maturation et que son élévation donnait lieu à la production de ♀ pondeuses de ♂ et fécondables elles-mêmes par ces ♂ pour donner des œufs d'hiver. NUSSBAUM (1897) s'éleva contre ces conclusions, releva plusieurs causes d'erreurs par l'analyse des conditions des cultures et finit par conclure que le facteur déterminant direct était la nutrition, la température n'agissant que par son entremise : quand les animaux sont insuffisamment nourris apparaissent les pondeuses de ♂ et les œufs d'hiver.

Toutes ces expériences portaient sur un Rotifère vivant dans des conditions assez spéciales : grand besoin de nourriture, habitat dans de petites mares fréquemment desséchées. On pouvait se demander si une telle dépendance de la sexualité vis à vis des conditions extérieures n'était pas une simple adaptation au genre de vie de l'Hydatine. C'est ce qu'a soutenu LAUTERBORN (1898) qui de ses observations prolongées sur les Rotifères pélagiques conclut que l'apparition des ♂ se produit périodiquement à des époques données sous l'influence de conditions internes parfaitement inconnues, quelque chose

comme le besoin de conjugaison des Ciliés s'il est réellement absolu, et ne dépend que peu ou pas des influences extérieures. Il a distingué, ce qui a une grande importance en limnologie, des formes mono-, di-, et polycycliques, les premières formant leurs œufs de durée une fois l'an, les secondes deux fois par an, après les périodes de grande multiplication, les dernières toute l'année mais de façon isolée ; nous allons voir leur répartition dans les eaux douces. Cette conception weissmanienne de la détermination du sexe indépendante du milieu vient d'être appliquée à l'Hydatine elle-même par PUNNETT (**1905**) qui décrit trois types de ♀ produisant un pourcentage déterminé de pondeuses de ♂ (l'une pas du tout quelle que soit la température ou la nutrition). WHITNEY (**1907**) plus radical encore nie absolument la prédominance des pondeuses de ♂ dans certaines lignées ; elles apparaissent au début de toutes sans qu'on sache comment. Cela au moment où l'école de R. Hertwig arrive sur d'autres animaux (VON MALSEN (**1906**) sur *Dinophilus* et ISSAKOVITCH (**1906**) sur *Simocephalus*) à des conclusions analogues à celles de NUSSBAUM. Il est impossible en présence de ces divergences de tirer aujourd'hui aucune conclusion de ces études.

Des facteurs géographiques, du confinement qui régit la distribution de presque tous les animaux terrestres et d'eau douce, on peut dire que les Rotifères n'éprouvent absolument pas les effets. On a remarqué de longue date que les mêmes se rencontrent au Groënland et au Zambèze, en Australie comme aux Etats-Unis, en Chine comme en Angleterre. Pareille chose a été observée des Protozoaires et à un moindre degré des Entomostracés et l'explication en est évidemment la même : les kystes des premiers, les œufs de résistance des seconds sont transportables aisément par toutes sortes de véhicules : le vent, les oiseaux, les autres animaux y compris l'homme qui n'est pas le facteur de dispersion le moins actif, lesquels n'interviennent qu'accidentellement pour les animaux plus gros que les Entomostracés. Il en résulte un brassage continuel ten-

dant à assurer l'homogénéïté de la faune rotatorienne sur toute la terre, avec quelques anomalies qu'expliquent aisément ces moyens irréguliers. Toute autre hypothèse pour expliquer cette uniformité est insuffisante. Cette question mériterait d'ailleurs d'être approfondie par l'étude de certaines collections d'eau particulièrement isolées et du peuplement de réservoirs récents. Il en résulte que pour la constitution de la faune d'un point donné le facteur géographique et paléogéographique est sinon négligeable, au moins indiscernable : en théorie tous les Rotifères possibles peuvent arriver dans un bassin quelconque ; en pratique il n'en arrivera que certains par suite d'un concours de circonstances que nous sommes bien forcés de qualifier de hasard. La graine étant partout, nous devons porter principalement notre attention sur le terrain.

Ce terrain est constitué par les collections d'eau douce si variées que nous rencontrons autour de nous et où nous pouvons distinguer quatre groupements principaux de conditions correspondant à quatre faunes rotatoriennes, reliées il va sans dire par une infinité d'intermédiaires, bien distinctes néanmoins et beaucoup plus séparées sur un même point du globe que la faune totale de ce point de celle d'une autre contrée, si éloignée soit-elle. Les conditions qui les différencient sont au premier chef la présence ou l'absence de substratum — les variations de température, surtout l'éventualité d'un desséchement plus ou moins fréquent — enfin la composition de l'eau, spécialement sa teneur en matières azotées. La première, et de beaucoup la plus riche en espèces, qu'on peut qualifier de *benthique*, est celle qui vit parmi les plantes aquatiques, plus rarement dans la vase et les détritus, c'est-à-dire qui hante la région littorale des lacs, leur fond en moindre abondance (1), les points abrités du cours des fleuves, et tout le fond des étangs et marais. Elle comprend : la majorité des Ploïmes dont les

(1) La région bathyale des lacs est remarquablement pauvre en Rotifères (Forel n'y signale qu'une Flosculaire dans le Léman) ; MURRAY seul (1906) a trouvé une faune encore variée à des profondeurs de 250 à 300 pieds dans le Loch Ness.

genres et familles adaptés à la vie pélagique sont des séries de rameaux distincts du tronc commun et peu importants en espèces par rapport à lui ; les Notommatidés, Euchlanidés, Cathypnidés, Coluridés, Salpinidés, Dinocharidés y sont presqu'exclusivement représentés, avec la plupart des espèces des Rattulidés, une bonne partie de celles des Pterodinidés et Brachionidés, presque tous les Rhizotes bien entendu et bon nombre de Bdelloïdes.

Les conditions générales en sont : variations de température étendues sans être excessives, n'arrêtant guère la vie l'hiver ni l'été ; au point de vue de la nourriture, la plupart des formes recourent aux détritus végétaux, aux Bactéries, Diatomées, Desmidiées, Infusoires qui y vivent : mastax virgé ou malléé, forcipé chez quelques carnassiers qui vivent sur les autres. Le caractère dominant est la présence de supports offerts par les végétaux ; les animaux nagent de l'un à l'autre, rampent à leur surface et s'y fixent fréquemment : pied bien développé toujours (fixation permanente chez les Rhizotes), appareil rotateur où la plaque buccale, toujours développée, est souvent prédominante. Les conditions changeant peu, pas de variation saisonnière ni de cycle évolutif marqué : ils vivent et prolifèrent toute l'année, ont des mâles à toutes les époques quoique plus abondants au printemps et à l'automne, ils sont donc polycycliques. Ils renferment sans doute les formes primitives des Rotifères, ces caractères étant ceux qui se sont imprimés sur l'organisation de tout le groupe, qui ont entraîné notamment la formation du pied.

La seconde faune s'oppose à celle-ci par tous ses caractères, c'est celle des Rotifères *limnoplanctoniques*, c'est-à-dire pélagiques (1) dans les étendues d'eau d'une certaine importance. Assez peu nombreux en espèces, si fort nombreux en individus,

(1) Les conditions de vie du plancton étant essentiellement les mêmes dans les eaux douces que dans la mer, il est inutile d'opposer au terme *pélagique* le terme *limnétique* (qui prête d'ailleurs à la confusion, *limnique* désignant l'ensemble des organismes d'eau douce), et il vaut mieux généraliser le premier. On pourrait d'ailleurs lui substituer *planctonique* si on redoute l'impropriété étymologique qui n'a pas grande importance.

ils comprennent une série de familles ou de genres spécialement adaptés : Asplanchnidés, Synchætidés, Anuræinés, Anapodidés, Plœsomidés, Triarthridés et plusieurs formes appartenant à d'autres, quelques Rhizotes réadaptés : *Pseudœcistes*, les Conochilidés, trois ou quatre Flosculaires, de rares Bdelloïdes. Ils se réduisent d'ailleurs à une demi-douzaine d'espèces dans le centre des grands lacs. Là, tout est sacrifié à la condition prédominante : l'absence de tout support et la nécessité de flotter ou nager (les deux à la fois presque toujours) continuellement. Un premier caractère est la disparition du pied que nous avons signalée dans une quantité de genres très différents, (*Anuræa*, *Asplanchna*, *Ascomorpha*, *Proalides*, *Elosa*, *Pompholyx*, *Triarthra*, etc.), sa réduction chez d'autres (*Synchæta*) ; *Plœsoma* seul parmi les genres caractéristiques l'a bien développé. Cuticule très mince, gonflement du corps qui diminue sa densité et accroît sa surface, d'où résulte une grande transparence (*Asplanchna*, *Synchæta*) ou au contraire lorica développée en épines dont le rôle est sustentateur (*Anuræa*, *Notholca*) ; gouttelettes de graisse abondantes dans tous les organes ; ce sont les caractères bien connus dans le plancton marin. La nourriture se compose pour les petites formes de particules flottantes vivantes ou non, (mastax malléo-ramé), pour les plus grosses de proies vivantes, Péridiniens, autres Rotifères, Entomostracés même, qui nécessitent un mastax incudé, forcipé ou virgé très différencié. La plaque buccale manque alors complètement.

Le limnoplancton subit des migrations variées régies par la lumière, la température, etc. Les variations de cette dernière surtout ont une grande influence morphogène, non qu'elles soient plus grandes que pour la faune précédente, au contraire, mais parce qu'elles retentissent beaucoup plus sur les conditions de la vie pélagique. La variation cyclique (*cyclomorphose* de Lauterborn) semble, en effet, n'exister que chez les êtres du plancton. Je renvoie au magistral travail de cet auteur sur *Anuræa cochlearis* (1901-1904) pour la récapitulation de

tout ce qui est connu sur cette question. Dans cette espèce, les individus d'hiver sont de grande taille, à lorica épaisse et lisse, épines longues ; à mesure que la saison s'avance, ils évoluent en plusieurs séries divergentes, toutes terminées par des variétés de petite taille, à carapace mince, mais fortement aréolée et plus ou moins rugueuse, épines courtes ; le cycle se reproduit tous les ans identique, peu dépendant d'après l'auteur des conditions externes. L'effet de cette variation, toute différente dans d'autres espèces, est toujours que les formes d'été présentent une densité moins grande et un frottement plus fort sur l'eau, sont donc plus aptes à flotter, ce qui se rattache selon la théorie de W. Ostwald (**1903**) à la diminution du coefficient de frottement interne du liquide qui décroît très rapidement en raison inverse de la température et rend la sustentation passive de plus en plus difficile. Enfin, au point de vue de l'évolution, les formes les plus caractéristiques du limnoplancton, dont la vie a peu de chance d'être jamais arrêtée par la chaleur ou par le froid, sont polycycliques.

La troisième faune rotatorienne est la faune *héléoplanctonique* (Zacharias **1897**), qui correspond au limnoplancton dans les petites collections d'eau. Ses limites sont peu nettes avec les précédentes : toutes les formes du limnoplancton peuvent s'y retrouver, bien que quelques-unes (*Notholca longispina*) y soient exceptionnelles. Les *Asplanchna*, *Anuræa*, *Synchæta*, etc., qui sont les mieux adaptées à la vie pélagique y sont fréquentes. Mais il est néanmoins caractérisé par une série de formes moins bien adaptées qui se rencontrent peu ou pas dans le plancton au milieu des lacs, et à l'état isolé dans la végétation (quelques formes de celle-ci peuvent, rarement, former héléoplancton) : ce sont surtout les Brachionidés, Hydatinidés, Gastropodidés (*Br. angularis* et *G. stylifer* sont les seuls communs dans le limnoplancton). *Hydatina* ne se trouve pour ainsi dire que là. Quelques Notommatidés et les moins évolués des Asplanchnidés, enfin de nombreux Bdelloïdes. Ce sont des

formes à pied encore développé, appareil rotateur conformé pour la natation active, souvent aussi très transparentes. Leur nourriture se compose principalement des algues microscopiques auxquelles la forte teneur de l'eau en matières organiques permet de pulluler extraordinairement en certaines saisons, et ils atteignent eux aussi parfois une abondance prodigieuse. Les variations extrêmes de la température dans les petites masses d'eau retentissent fortement sur elles : elles apparaissent et disparaissent en quelques jours, se multiplient en grand nombre, puis forment des œufs d'hiver et disparaissent quand le dessèchement ou la congélation totale est proche, ce qui arrive une fois ou deux par an : elles sont monocycliques, assez souvent dicycliques.

Les flaques d'eau très fréquemment desséchées nous amènent à la quatrième faune, qu'on pourrait nommer *anabiotique*, celle des Mousses, où les animaux sont organisés pour subir une dessiccation prolongée même à l'état adulte et revenir à la vie active toutes les fois qu'ils sont humectés. Là, la prédominance appartient de beaucoup aux Bdelloïdes, surtout le g. *Callidina* avec ses innombrables espèces. En dehors d'eux, quelques petites formes de Ploïmes, Coluridés et Cathypnidés en général. Ces animaux hantent, outre les Mousses ou les Hépatiques qui couvrent les rochers et les arbres, tous les petits creux où on ne trouve de l'eau que temporairement, telles les gouttières où les recueillaient les vieux micrographes et que beaucoup de gens croient encore la station d'élection de tous les Rotifères. Beaucoup peuvent résister aussi à la putréfaction et forment la faune caractéristique des eaux très corrompues, résidus de fabriques et d'égouts, où ne se rencontrent jamais les formes des faunes précédentes. Peu d'adaptations morphologiques bien tranchées : les conditions de mobilité et de nutrition auxquelles correspond l'organisme si différencié des Bdelloïdes sont celles qui caractérisaient notre première faune à laquelle celle-ci se rattache naturellement, en même temps qu'à l'héléoplancton.

Au point de vue éthologique au contraire les caractères sont très spéciaux : la reviviscence qui a fait couler des flots d'encre et beaucoup nui à l'étude des Rotifères, au moins en France, en retenant l'attention sur les formes très spéciales qui la présentent et en laissant croire qu'elle constituait le point capital de leur histoire. Je ne donnerai pas même un aperçu historique de cette question qu'HUDSON qualifiait spirituellement d'immortelle et de réviviscente elle aussi, d'ailleurs compliquée à plaisir par les considérations parfaitement extra-scientifiques qu'on y a mêlées. C'est un caractère purement adaptatif lié au genre de vie dont il est question : PLATE (**1889**) fait remarquer justement qu'il n'existe pas chez tous les Bdelloïdes et qu'une détermination insuffisante est la cause de beaucoup de contradictions. La résistance de l'adulte à la déshydratation s'explique par la sécrétion d'un kyste comme l'ont établi DAVIS (**1873**), puis JANSON (**1893**). FERRONNIÈRE (**1901**) l'a observée chez un certain nombre de Ploïmes. Mais il semble qu'il puisse y avoir aussi une déshydratation véritable qui explique le ratatinement observé par ZELINKA (**1886**) et la possibilité de porter l'animal desséché à une température élevée sans le tuer, comme dans les fameuses expériences de Gavarret. L'adulte et l'œuf parthénogénétique résistant à la sécheresse, la formation d'œufs fécondés devient inutile et nous avons l'explication de l'absence des mâles dans le groupe des Bdelloïdes : ce sont des formes acycliques (1).

Nous pouvons résumer par le tableau suivant la classification éthologique des Rotifères et le passage entre les quatre subdivisions.

BENTHOS		PLANCTON
Faune benthique pr. dite	—	Faune limnoplanctonique.
Faune anabiotique	—	Faune héléoplanctonique.

(1) Ce rapport est bien évident, mais il ne faudrait pas le pousser à l'extrême : dans certaines familles comme les Rattulidés, les ♂ sont inconnus également, ce qui n'implique pas une explication de ce genre. Il n'est point impossible qu'il existe des ♂ de Bdelloïdes; en tout cas, des œufs d'hiver ont été vus dans quelques espèces par JANSON ; mais il est encore possible qu'ils se forment sans fécondation.

Je n'insisterai pas sur les autres milieux plus spéciaux où l'on peut rencontrer des Rotifères : ainsi la faune des eaux thermales dont Issel (**1906**) a donné un intéressant exemple et la faune obscuricole sur laquelle nous n'avons par malheur que les données apparemment fantaisistes de Joseph. Mais il faut bien dire quelques mots de l'adaptation au parasitisme. Il ne s'agit le plus souvent que d'un simple commensalisme, d'un « Raumparasitismus » plutôt suivant l'expression empruntée par Zelinka à Klebs, où l'animal ne demande à l'hôte qu'un support. Ainsi les Seisoniens sur les Nébalies, les Callidines sur les Hépatiques [Zelinka (**1886**) prétend qu'il peut y avoir aussi symbiose) ou dans les Sphaignes et sur beaucoup d'Arthropodes aquatiques où l'on trouve aussi des Ploïmes [*Furcularia gammari* Plate, *Brachionus rubens* Ehrbg., *Pterodina elliptica* Ehrbg., et occasionnellement *Proales petromyzon* (Ehrbg,)], *Pleurotrocha parasitica* Jennings et *Balatro calvus* Claparède sur les Oligochètes (*Drilophaga* semble un vrai parasite, voir de Beauchamp **1905***b*). Comme parasites internes, outre une Philodine observée par Marchoux dans les larves de Diptères, on n'observe que les *Albertia* du tube digestif des Oligochètes. Réellement parasites sont les hôtes des végétaux, *Proales Wernecki* (Ehrbg.) qui cause des galles sur les *Vaucheria* et *Hertwigia parasita* (Ehrbg.) dans les *Volvox* où l'on peut trouver aussi *Proales decipiens* (Ehrbg.) et *Pr. petromyzon* (Ehrbg.).

Le parasitisme n'est qu'un cas particulier des rapports de Rotifères avec les autres êtres vivants dont nous avons peu de choses à dire. Ils forment comme nous avons vu un élément très caractéristique, parfois prédominant, dans la faune des eaux douces, et leur rôle n'y est certainement point négligeable au point de vue du cycle de la matière et de l'énergie. Par la rapidité de leur prolifération, ils peuvent profiter du développement énorme des Protistes colorés dans certaines eaux et restituer ensuite l'azote et le carbone assimilés à des organismes de plus grande taille, Poissons par exemple, dans l'alimentation

desquels ils jouent forcément à certaines époques un rôle important. Peut-être, le groupe n'est-il point si dépourvu qu'il le paraît d'utilité pratique.

Chapitre V. — **Méthodes d'investigation.**

La technique a eu dans ce travail une importance très grande ; c'est elle qui m'a permis de mettre en évidence un certain nombre de données nouvelles au point de vue anatomique et physiologique, et d'autre part les difficultés inhérentes au matériel ont nécessité des formules ou des tours de main sortant de la pratique habituelle. Il est donc utile de les résumer brièvement.

1° Récolte du matériel et cultures. — Les circonstances m'ont conduit à utiliser surtout les formes de l'héléoplancton et celles du benthos, qui sont les plus variées et les plus favorables à l'étude. Le premier, ainsi que le limnoplancton sur le bord des grandes collections d'eau, se récolte simplement avec un petit filet emmanché à une canne. Pour obtenir le second, on arrache des plantes aquatiques, surtout les formes à feuilles très découpées, qu'on rapporte dans un linge mouillé et place dans un cristallisoir avec la quantité d'eau juste suffisante pour les couvrir : les animaux montent rapidement à la surface et peuvent y être capturés du côté de la lumière. Pour garder des matériaux d'étude, il est préférable d'en mettre quelques branches seulement dans un grand cristallisoir et d'y entretenir si possible une circulation d'air. Mais la faune de ces aquariums se modifie très rapidement et au bout de quelques semaines les Entomostracés prédominent sur les Rotifères. Ce procédé s'applique à l'étude des Rhizotes : *Stephanoceros* et *Apsilus*, presque toujours rares dans la nature, se multiplient prodigieusement dans les aquariums au bout d'un certain temps. Je renvoie à mes notes antérieures (**1905***b* et **1907***f*) pour les endroits où ont été faites mes récoltes les plus abondantes.

Je n'ai pas besoin d'insister sur l'intérêt qu'il y aurait à pouvoir faire des principaux types, des cultures permettant de les avoir abondants en toute saison. Par malheur, tous les essais que j'ai faits sur diverses espèces, même ubiquistes et robustes comme *Euchlanis dilatata* et *Brachionus urceolaris* ont toujours échoué et je n'ai pas connaissance que personne ait réalisé la culture indéfinie d'aucune, à part l'*Hydatina senta*, véritable animal de laboratoire, que tout le monde a élevée depuis Ehrenberg et pour laquelle la chose est des plus faciles pourvu qu'on dispose d'une nourriture abondante. Il n'y a qu'à mettre infuser du fumier dans l'eau pour obtenir en quelques jours un jus très riche en Flagellés et petites formes de Ciliés qui lui conviennent à merveille : il suffit d'en ajouter par petites doses dans le cristallisoir où l'on a ensemencé les animaux, qui prolifèrent avec une rapidité prodigieuse. Mais au bout de quelques semaines l'eau se charge de matières extractives, la culture s'appauvrit et demande à être repiquée sur milieu neuf. Les Euglènes sont une nourriture encore meilleure, mais il est difficile d'en avoir toujours sous la main. Enfin, en laissant dessécher les cultures, on obtient des œufs d'hiver qu'on peut revivifier en les replaçant dans l'eau : au bout de huit jours, de nombreux jeunes sont éclos. Mais passé un an, on ne réussit pas toujours.

2° Examen in toto. — Les animaux vivants, isolés à la loupe ou sous le microscope avec une fine pipette, peuvent être immobilisés pour l'étude par anesthésie ou par compression, qu'il est souvent utile de combiner. Le premier procédé, dont nous allons reparler à propos de la fixation, ne se prête pas aux observations très prolongées ou réitérées sur le même animal, ni à être combiné avec les colorations vitales qu'il modifie et détruit en partie. Le second ne donne pas toujours une bonne extension ni une immobilité suffisante (les formes à plaque buccale développée glissent entre les lames de verre comme des Planaires), gêne l'orientation ou déforme les organes quand il est exagéré. Le plus pratique est de se servir simplement de

porte-objets portant deux cales longitudinales formées par des fragments de lamelle collés ou par des traînées de paraffine dont on proportionne l'épaisseur à celle de l'objet. Avec un peu d'habitude, on arrive à l'immobilisation sans écrasement, et ce dispositif rudimentaire m'a permis dans les expériences sur les Hydatines d'examiner un grand nombre de fois le même animal avec les plus forts grossissements sans l'abîmer en rien.

Pour les colorations vitales dont j'ai fait un grand usage, il n'y a guère de technique précise. Après avoir essayé à peu près tous les colorants qui ont été préconisés comme vitaux, j'ai fini par me limiter au neutralrot qui donne seul sur les Rotifères des élections intéressantes ; le brillantkresylblau a les mêmes, peut-être plus précises, mais semble plus toxique, pénètre moins bien et est moins sensible comme indicateur de réaction acide ou alcaline ; le nilblau en donne d'analogues, mais avec une coloration diffuse du protoplasma. Tous les autres, même le bleu de méthylène d'Ehrlich et le vert Janus employé par Michaelis (**1900**) dans l'étude des glandes, ne colorent pas ou colorent de façon diffuse (le brun de Bismarck notamment donne une coloration diffuse intense). Le rouge Congo m'a paru n'être point, contrairement à Galeotti (**1894**) et Loisel (**1898**) un colorant vital à proprement parler, mais il est utile pour l'étude des formations cuticulaires et des tubes ; il peut être employé, n'étant justement pour cela pas toxique, à de fortes doses. Pour les autres, j'ai toujours ajouté empiriquement à la goutte renfermant l'animal assez de solution étendue du colorant dans l'eau distillée (celles de neutralrot se conservent mal) pour donner une teinte à peine perceptible à l'œil sur fond blanc. A une concentration supérieure l'animal prend une coloration diffuse, s'altère et meurt rapidement. Pour les expériences prolongées sur les Hydatines, j'ai employé des dilutions plus grandes et j'ai pu tenir l'animal plusieurs jours parfaitement vivant et coloré.

Les préparations de Rotifères *in toto* peuvent rendre de grands

services à l'étude. J'ai toujours employé la méthode bien connue de Rousselet (**1899**, **1902***b*), qui consiste essentiellement à monter dans l'eau formolée les animaux fixés à l'acide osmique, tous les procédés de coloration en masse et d'éclaircissement ne m'ayant fourni que les résultats les plus détestables. J'en ai publié (**1906***a*) une modification qui permet de l'appliquer presqu'automatiquement sur les animaux pris en masse et m'a rendu de grands services pour la récolte du matériel en voyage.

Un point particulier est l'étude du mastax pour laquelle depuis Gosse (**1856**), le procédé courant est l'emploi de la potasse caustique, qui même diluée dissout ou désagrège instantanément les tissus frais. Pour les animaux fixés et conservés, surtout dans le formol, la chose n'est point si facile et il faut employer la lessive concentrée à température de l'étuve à inclusions pendant plusieurs heures. On en facilite beaucoup l'action en ajoutant un peu d'eau oxygénée. Enfin, un agent encore plus rapide est l'hypochlorite de potasse qui isole les pièces dures presqu'instantanément ; mais potasse chaude et hypochlorite doivent être maniés avec précaution, car ils les attaquent elles-mêmes si l'action se prolonge (voir le chapitre suivant). D'ailleurs pour bien comprendre un mastax, il ne faut pas trop bien le nettoyer : les rapports avec la lumière et la musculature, si peu considérés jusqu'ici, ne s'étudient bien que sur des pièces fixées à l'acide osmique et éclaircies plutôt que dissoutes par la potasse.

3° Coupes. — Les différents auteurs qui, jusqu'ici ont fait des coupes de Rotifères ont employé des méthodes courantes qui, dans ce groupe ne pouvaient leur fournir et ne leur ont fourni que des résultats topographiques. Le sublimé employé par Vallentin (**1890** et **1891**), Zelinka (**1888** et **1892**), Gast (**1900**) et suivi de colorations au carmin et à l'hématoxyline, l'acide osmique très étendu de la méthode de Rousselet dont s'est contenté Hlava (**1905**) ne m'ont rien donné au point de vue cytologique, et l'étude du mastax sur les coupes, à peine

ébauchée par ces auteurs, crée aussi des desiderata spéciaux. Voici comment, après bien des tâtonnements, je suis arrivé à les remplir.

L'anesthésie est fort importante, car d'elle dépend la bonne orientation des coupes, le plus souvent indéchiffrables sur un animal contracté. Beaucoup d'histologistes la déclareront inconciliable avec une bonne fixation. Il est certain qu'une anesthésie prolongée est fort nuisible aux tissus délicats, surtout aux cils de l'estomac chez les animaux difficiles à immobiliser comme la plupart des *Notommata* et *Copeus* pour lesquels elle demande souvent une demi-heure ou plus. En revanche, dans tous les cas où l'anesthésie peut être très rapide (*Hydatina*, *Euchlanis*), on obtient des résultats irréprochables comme en feront foi, je l'espère, les planches de ce travail. Bien plus, elle favorise la fixation, car un animal contracté, qui n'offre que sa cuticule, beaucoup moins perméable que la couronne, aux réactifs, est mal pénétré par eux. D'ailleurs Rübenthaler a proposé récemment (**1907**) de généraliser son emploi en histologie. Trois agents ont été employés exclusivement. La liqueur de Rousselet (**1899**, **1902***b*) [Chlorhydrate de cocaïne à 2 %, 3 parties, alcool méthylique pur 1 p., eau 6 p.], avec la modification concentrée au triple que j'en ai fait connaître (**1906***a*) répond à la plupart des besoins ; la seule précaution est d'agir par doses progressives. La stovaïne en solution à 0,5 % dans l'eau a ses indications pour certaines formes qui supportent mal la précédente, *Eosphora digitata* en particulier. Elle est de plus très utile pour obtenir des anesthésies rapides d'Hydatine, telles qu'il les faut pour la cytologie de l'estomac : en ajoutant à la goutte où se trouve l'animal une goutte de la solution, puis une deuxième une minute après, on a en 1 minute ½ à 3 minutes un animal parfaitement étalé et nullement altéré. Enfin les vapeurs d'alcool que j'ai fait connaître jadis (**1904***a*) sont utiles dans quelques cas particuliers, surtout pour les Flosculariens : on les fait agir sur l'animal placé dans un verre de montre avec quelques gouttes d'eau, dans une boîte

plate renfermant un peu d'alcool fort. Une lame de verre mince comme couvercle permet de suivre l'anesthésie au besoin sans la soulever.

La plupart des fixateurs usuels, sublimé, liqueurs de Bouin et de Flemming, émiettent le cytoplasma si délicat des Rotifères, dissolvent les inclusions et fournissent des résultats fort peu satisfaisants. J'ai eu beaucoup de peine à déterminer une formule réussissant dans tous les cas ; j'y suis arrivé en partant du liquide d'Altmann pour les granulations cellulaires. Ce liquide, désigné dans mes notes par les lettres *Aa*, est ainsi composé :

Acide osmique à 1 0/0.....	1 cmc.
Bichromate de potasse à 5 0/0	1 cmc.
Acide acétique.....	1 goutte.

On le fait agir de dix à vingt minutes suivant la taille. Il conserve à merveille toutes les inclusions cellulaires, mais donne parfois au protoplasma l'aspect un peu trop homogène et vitreux que produit un excès d'acide osmique. Pour les études autres que celle de l'estomac, je lui ai substitué avec fruit la formule suivante, qui conserve un peu moins bien les cellules mais noircit moins les pièces, car on ne la fait agir que de 5 à 10 minutes, et se prête mieux par conséquent aux colorations :

Acide osmique à 1 0/0.....	4 cmc.
Sublimé à saturation.....	1 cmc.
Bichromate à 5 0/0.....	5 cmc.

(Il est bon d'ajouter de l'acide acétique dans les proportions ci-dessus). Je le désigne par les initiales *As*. Aucune formule ne contenant pas d'acide osmique ne m'a donné de résultats suffisants. Quand on a une grande quantité d'animaux, on peut employer l'anesthésie et la fixation en masse suivant les principes que j'ai posés (**1906***a*). Un centrifugeur facilite beaucoup les opérations, sans être indispensable.

Après le lavage et le passage rapide par les alcools gradués, les animaux subissent une première inclusion dans le collodion

qui a pour effet : 1° de maintenir en place les pièces du mastax, les grains de sécrétion, etc. (Comparer la coupe de la figure 39, pl. IV, qui vient d'un animal insuffisamment pénétré par lui, avec les autres figures 40 et 28) ; 2° de faciliter considérablement l'orientation (on sait que l'inclusion double collodion-paraffine a été employée dans le premier but au moins par beaucoup d'auteurs, notamment Semichon **1906**). Dans le verre de montre où les animaux ont subi la déshydratation, je verse une solution très fluide de celloïdine renfermant 2 ou 3 parties d'éther pour 1 d'alcool absolu (la solution doit être *anhydre*). Je place le tout dans une boîte de verre à couvercle luté avec un peu de paraffine molle. Le collodion se concentre lentement et acquiert en quelques jours une consistance sirupeuse ; on peut soulever le couvercle de temps en temps pour l'y aider. Le séjour durera de 3 à 8 jours suivant la taille des pièces et leur facilité à être pénétrée, qui varie grandement. Puis, on décante avec précaution l'excès de collodion sirupeux, de manière à en laisser une mince couche enfermant l'animal, on attend qu'il ait fait pellicule à l'air, et on immerge le tout dans un bocal de chloroforme maintenu anhydre, comme l'alcool absolu, à l'aide de sulfate de cuivre calciné. Le collodion se trouble, puis redevient transparent. Au bout d'une heure au moins (ne pas trop prolonger ce séjour) on détache la mince plaquette et on la taille avec des ciseaux bien tranchants en un trapèze dont le grand axe est perpendiculaire au plan des coupes, la petite base correspondant à l'animal. Il ne reste plus qu'à passer au chloroforme paraffiné, puis à la paraffine (3 à 10 minutes à 50-55°) et à couper en orientant le trapèze lui-même. J'ai coupé en général à une épaisseur de 3 μ environ ; on doit apporter une grande attention à l'étalement des coupes, car le collodion se plisse avec la paraffine mais se déplisse beaucoup plus difficilement.

La coloration principale dont j'ai fait usage est la coloration triple hématoxyline au fer, éosine, lichtgrün, préconisée sous une forme un peu différente par Prenant (**1905**) et qui

m'a été enseignée par mon ami M. Ed. Chatton. Comme dans le procédé de van Gieson, elle adjoint au colorant nucléaire et au colorant protoplasmique un second colorant acide, qui se fixe surtout sur les substances cuticulaires et le tissu conjonctif : sur le mastax on obtient les pièces dures en vert, les muscles en rose, les glandes et le protoplasma indifférent en gris verdâtre, et la différenciation est de toute beauté ; sur les grains de sécrétion, les formations ciliaires, elle donne aussi des résultats très intéressants (pl. III). Le mode opératoire, qui doit être suivi de très près, est le suivant : mordançage de 15 à 24 h. dans l'alun de fer à 5 %, coloration de 24 à 30 h. dans l'hématoxyline à 1 % (ces durées et ces concentrations sont nécessaires pour ces tissus difficiles à colorer). La différenciation est poussée plus ou moins loin suivant le but qu'on se propose, mais elle doit être assez avancée pour que la superposition des colorants ne donne pas une opacité trop grande. Après lavage soigneux, colorer 15 ou 20 minutes dans une solution d'éosine (*w. g.* de Grübler) saturée dans l'alcool à 95°. Rincer à l'alcool fort. Colorer 0,5 min. à 2 min. dans le lichtgrün (F. S. de Grübler) saturé dans l'alcool à 95°. Différencier par l'alcool absolu alcalinisé par une trace d'ammoniaque, qui enlève l'excès de lichtgrün et facilite beaucoup l'élection (s'il y avait excès d'éosine, on pourrait l'enlever par l'alcool additionné d'un peu d'acide acétique). Lavage soigneux au xylol pour enlever toute trace de l'alcool alcalin ou acide.

J'ai employé une seconde combinaison basée sur le même principe : safranine, orange G, lichtgrün qui a l'avantage d'être plus rapide, de prendre mieux sur les tissus fixés à l'*Aa* et donne des résultats encore plus jolis sur les éléments glandulaires : sur un fond d'un gris neutre, s'il est bien réussi, se détachent les gouttes de sécrétion en vert ou en orange, les noyaux en rouge vif, les muscles en rouge orangé (pl. IV). Mais elle est inférieure pour le mastax. On colore dans la safranine (à saturation dans l'eau formolée à 2 %), soit une heure, soit, ce qui vaut mieux, 24 heures avec une différenciation de

quelques secondes dans l'alcool chlorhydrique (une goutte d'acide dans un tube de Borrel). Après rinçage à l'alcool, les deux colorants acides sont appliqués suivant les principes énoncés plus haut ; prolonger moins l'action du lichtgrün. L'inconvénient de ces deux colorations est qu'elles se conservent assez mal, le lichtgrün disparaissant parfois en quelques mois.

Quelques autres méthodes répondent à des cas spéciaux : l'hématoxyline au fer seule ou suivie simplement d'orange est indispensable pour certains détails cytologiques que masquerait la surcharge du plasma par les colorants ; le magenta-lichtgrün (magenta phéniqué à saturation dans l'eau 3 à 5 minutes, lavage à l'eau abondant, lichtgrün quelques secondes, différenciation par l'alcool ammoniacal) a l'avantage d'être très rapide, mais ne donne pas les belles différenciations ci-dessus. Le bleu Unna différencié dans l'alcool absolu ou la solution d'orange G pour la métachromasie, etc.

L'observation et le dessin à la chambre claire, sur les coupes et le matériel frais, ont été faits avec les objectifs de Stiassnie et de Nachet qui ne m'ont point paru inférieurs aux meilleurs modèles étrangers. Le 5 de Nachet est précieux pour l'examen des animaux vivants par sa grande longueur frontale. Son oculaire à grand champ sert beaucoup pour la recherche des animaux avec un faible grossissement (j'ai employé dans le même but la loupe binoculaire de Zeiss). Le 8 de Stiassnie est très utile par son fort grossissement et dispense presque toujours de l'immersion pour l'étude du matériel vivant. Mais pour les détails cytologiques une immersion 1/18e est indispensable.

LISTE ET SYNONYMIE ESSENTIELLE DES ESPÈCES CITÉES DANS LA SECONDE ET LA TROISIÈME PARTIES

*(les espèces non vues par l'auteur ont été marquées d'un *)*

Albertia vermiculus Dujardin **1838, 1841.**

Anuræa cochlearis Gosse **1851** var. *robusta* Lauterborn **1901.**

Anuræopsis hypelasma (Gosse) Lauterborn = *Anuræa hypelasma* Gosse 1851, *A fissa* Gosse 1851, *Anuræopsis hypelasma* Lauterborn **1891**.

* *Apsilus bucinedax* (Forbes) Foulke = *Cupelopagis bucinedax* Forbes 1882, *A. bucinedax* Foulke 1880, Stokes **1906**.

Apsilus lentiformis Metchnikov **1866** = *A. vorax*, Hudson et Gosse **1886**, Gast **1900**.

* *Apsilus vorax* (Leidy) Foulke = *Dictyophora vorax* Leidy 1857, *A. vorax* Foulke 1884, Montgomery **1903** (*non* Gast **1900**).

Asplanchna amphora Hudson **1889**, Rousselet **1901***a*.

Asplanchna Brightwelli Gosse 1850, **1886**, Rousselet **1901***a* = *A. Bowesi* Gosse 1850, *Ascomorpha anglica* Perty 1852, *Asplanchna Girodi* de Guerne **1886**, *A. cincinnatensis* Turner 1892.

Asplanchna Herricki de Guerne **1888**.

Asplanchna priodonta Gosse 1850 = *A. helvetica* Imhof 1883, Masius **1890** (var.), *A. Krameri* de Guerne **1888**.

Asplanchnopus multiceps (Schrank) de Guerne = *Brachionus multiceps* Schrank 1793, *Notommata myrmeleo* Ehrenberg 1833, **1838**, Leydig **1854**, *Asplanchna magnificus* Herrick 1885, *A. myrmeleo* Plate **1886**, Hudson et Gosse **1886**, *Asplanchnopus multiceps* de Guerne **1888**, *A. myrmeleo*, Weber **1898**, *Aspianchna papuana* Daday 1897.

Ascomorpha ecaudis Perty 1850, de Guerne **1888** = *Sacculus viridis* Gosse 1851, Hudson et Gosse **1886**, *Ascomorpha helvetica* Perty 1852, Weber **1898**, *A. germanica* Leydig **1854**.

* *Atrochus tentaculatus* Wierzejski **1893**.

Brachionus Bakeri O.-F. Müller **1786**, var. *brevispina* Ehrenberg 1831, **1838** (nombreuses variétés décrites comme espèces).

Brachionus militaris Ehrenberg 1833, **1838** = *Br. conium* Atwood 1881.

* *Brachionus Mülleri* Ehrenberg 1833, **1838** = *Br. plicatilis* Möbius **1875**.

Brachionus pala O.-F. Müller **1786** (très nombreuses variétés décrites comme espèces).

Brachionus rubens Ehrenberg **1838** (*non* Hudson et Gosse **1886**).
Brachionus sericus Rousselet 1907.
Brachionus urceolaris Müller 1773, **1786** (nombreuses variétés décrites comme espèces).
Callidina elegans Ehrenberg 1830, **1838**.
* *Callidina magna* Plate **1889**.
* *Callidina parasitica* Giglioli **1863**.
* *Callidina russeola* Zelinka **1892**.
Callidina scarlatina Ehrenberg 1853.
Callidina socialis Kellicott 1888 = *C. magna-calcarata* Parsons 1892, *Rotifer socialis* Murray **1906**.
* *Callidina symbiotica* Zelinka **1886**.
Cathypna luna (O.-F. Müller) Gosse = *Cercaria luna* Müller 1776, **1786**, *Euchlanis luna* Ehrenberg 1831, **1838**, Dujardin **1841**, Leydig **1854**, Plate **1886** *b*, *Cathypna luna* Gosse **1886**.
Cathypna ungulata Gosse **1889** = *C. glandulosa* Stokes 1897, *C. magna* Stenroos **1898**.
Colurus bicuspidatus Ehrenberg 1830, **1838**.
Colurus leptus Gosse 1887, **1889**.
Conochiloides natans (Seligo) Hlava = *Tubicolaria natans* Seligo 1900, *Conochilus natans* Voigt 1902, **1904**, Wesenberg-Lund **1904**, *Conochiloides natans* Hlava **1904**, **1905**.
* *Cordylosoma perlucidum* (Voigt) Voigt = *Rhopalosoma perlucidum* Voigt 1902, *C. perlucidum* Voigt **1904**.
* *Cypridicola parasitica* Daday **1893**.
Cyrtonia tuba (Ehrenberg) Rousselet = *Notommata tuba* Ehrenberg 1832, **1838** (*non* Gosse **1886**), *Cyrtonia tuba* Rousselet **1894**, *Proales hyalina* Stokes 1897.
Diaschiza gibba (Ehrenberg) Dixon-Nuttall et Freeman = *Furcularia gibba* Ehrenberg 1830, **1838**, Gosse **1856**, *D. semiaperta* Gosse **1886**, *D. gibba* Dixon-Nuttall et Freeman **1903**, *Furcularia macrodactyla* Stenroos **1898**.
Diaschiza lacinulata (O.-F. Müller) Levander = *Vorticella lacinulata* Müller **1786**, *Notommata lacinulata* Ehrenberg 1830, **1838**, Gosse **1886**, *N. ovulum* Gosse **1889**, *N. cuneata*

Thorpe 1891, *Plagiognatha lacinulata* Dujardin **1841**, Tessin **1886**, *Proales gibba* Gosse **1886**, *Notostemma macrocephala* et *bicarinata* Bergendal **1892**, *Diaschiza lacinulata* Levander **1894**, Weber **1898**, Dixon-Nuttall et Freeman **1903**.

Diglena biraphis Gosse 1851, **1886**, Voigt **1904**.

Diglena catellina (O.-F. Müller) Ehrenberg = *Cercaria catellina* Müller **1786**, *Diglena catellina* Ehrenberg 1828, **1838**.

Diglena clastopis Gosse **1886**, Voigt **1904**.

Diglena forcipata Ehrenberg 1831, **1838** = *Furcularia forcipata* Dujardin **1841**.

Diglena grandis Ehrenberg 1831, **1838**.

* *Diglena Rousseleti* Lie-Pettersen **1905**.

* *Dinops eupoda* (Gosse) Rousselet = *Asplanchna eupoda* Gosse 1887, *Asplanchnopus eupoda* Hudson **1889**, *Dinops longipes* Western **1891**, Rousselet **1891**, *D. eupoda* Rousselet **1901**.

* *Diops marina* Bergendal **1892**.

Diploïs trigona Rousselet **1895**.

Discopus synaptæ Zelinka **1888**.

* *Distemma forcipatum* Ehrenberg 1830, **1838**.

Distemma raptor Gosse **1886**.

* *Distyla Ludwigi* Eckstein **1883** = *Diploïs sculpturata* Daday 1897, *Distyla oxycauda* Stenroos **1898**.

Diurella porcellus (Gosse) Jennings = *Monocerca porcellus* Gosse 1851, *Cœlopus porcellus* Hudson et Gosse **1886**, *Diurella tigris*, Eckstein **1883**, Plate **1886** *b*, *Rattulus tigris* Wierzejski 1893, Levander **1894**, *Acanthodactylus tigris*, Tessin **1890**, *Diurella porcellus* Jennings **1903**.

Diurella stylata Eyferth **1878** = *Rattulus bicornis* Western 1893, *Cœlopus similis* Wierzejski 1893, *R. bicornis* Skorikow 1896, *Mastigocerca birostris* Minkiewicz 1900.

Drilophaga Delagei de Beauchamp **1904** *b*, **1905** *b*.

Eosphora aurita (Ehrenberg) Werneck = *Diglena aurita* Ehrenberg 1829, Eckstein **1883**, *Eosphora aurita* Werneck 1836, Gosse **1886**, *E. viridis* Stenroos **1898**.

Eosphora digitata Ehrenberg 1830, **1838** = *E. naïas* Ehrenberg 1830, **1838** (*fide* Rousselet *in litt.*).

Euchlanis deflexa Gosse 1851.

Euchlanis dilatata Ehrenberg 1830, **1838** = ? *E. hipposideros* Gosse 1851.

Euchlanis hyalina Leydig **1854** = *E. uniseta*, Gosse **1886** (*non* Leydig).

Euchlanis lyra Hudson **1886**.

Euchlanis oropha Gosse **1889** = *E. parva* Rousselet.

Euchlanis piriformis Gosse 1851.

Euchlanis triquetra Ehrenberg **1838**.

Floscularia ambigua Hudson 1883.

* *Floscularia Conklini* Montgomery **1903**.

Floscularia cornuta Dobie 1849 = *F. appendiculata* Leydig **1854**.

* *Floscularia coronetta* Cubitt 1869 = *Stephanoceros Horatii* Cubitt 1871, *F. longilobata* Bartsch 1877, *F. tenuilobata* Anderson 1891.

* *Floscularia longicaudata* Hudson 1883, **1886**.

Furcularia forficula Ehrenberg **1838** = *F. tubiformis* King **1893**, *F. trihamata* Stenroos **1898**.

Furcularia gammari Plate **1886** *a* = ? *Proales daphnicola* Thomson 1892.

Furcularia marina Dujardin **1841**.

* *Furcularia melandocus* Gosse **1889**.

Gastropus hyptopus (Ehrenberg) Weber = *Notommata hyptopus* Ehrenberg **1838**, *Notops hyptopus* Hudson **1886**, *Gastropus hyptopus* Weber **1898**.

Gastropus minor (Rousselet) Weber = *Notops minor* Rousselet **1891**, *Hypopus Ritenbeki* Bergendal **1892**, *N. fennicus* Stenroos **1898**, *Postclausa circularis* et *minuta* Hilgendorf 1898, *Notopsminor* Weber **1898**.

Gastropus stylifer Imhof 1887 = *Notops ruber* Hood 1891, *N. pygmœus* Calman 1892, *Hudsonella picta* Zacharias 1893, *H. pygmœa*, Zacharias 1894, *Sacculus orbicularis* Kellicott 1896.

Hydatina senta (O.-F. Müller) Ehrenberg = *Vorticella senta* Müller 1773, **1786**, *Hydatina senta* Ehrenberg 1830, **1838**, *Enteroplea hydatina* Hemprich et Ehrenberg 1828 et 1831 (♂), *H. monops* Hilgendorf 1898.

Lacinularia socialis (Linné) Schweigger = *Hydra socialis* Linné 1758, *Vorticella flosculosa* Müller 1773, **1786**, *Lacinularia socialis* Schweigger 1820, Ehrenberg **1838**, *Megalotrocha socialis* Gosse 1862.

Limnias ceratophylli Schrank 1803, Ehrenberg **1838** = *Melicerta biloba* Ehrenberg 1831, *M. ceratophylli* Gosse 1862, *L. socialis* Leidy 1874.

* *Megalotrocha alboflavicans* Ehrenberg 1838 = *Lacinularia alboflavicans* Cubitt 1872.

* *Melicerta conifera* Hudson **1886**.

* *Melicerta Janus* Hudson **1886**.

* *Melicerta naïas* (Ehrenberg) Hudson = *Tubicolaria naïas* Ehrenberg **1838**, Leydig **1854**, *Melicerta tyro* Hudson 1875, *M. tubicolaria* Hudson **1886**, Hlava **1904**.

* *Melicerta pedonculata* Joliet **1883**.

Melicerta ringens (Linné) Schrank = *Serpula ringens* Linné 1758, *Sabella ringens* Linné 1767, *Melicerta ringens*, Schrank 1803.

Metopidia lepadella Ehrenberg 1831, **1838** = ? *Lepadella patella* Bory de Saint-Vincent **1824**, Dujardin **1841**, ? *Squamella bractea* Ehrenberg **1838**, Gosse **1886**, Francé 1895.

Metopidia solidus Gosse 1851.

Metopidia triptera (Ehrenberg) Ehrenberg = *Lepadella triptera* Ehrenberg 1830, *M. triptera*, Ehrenberg 1831, **1838**.

Microcodon clavus Ehrenberg 1830, **1838**.

* *Microdina paradoxa* Murray **1905**, **1906**.

Monommata longiseta (O.-F. Müller) Bartsch = *Vorticella longiseta* Müller **1786**, *Notommata longiseta* Ehrenberg 1830, **1838**, *Notommata æqualis* Ehrenberg 1830, **1838** (var.), *Monommata longiseta* Bartsch **1870**, Stenroos **1898**, *M. grandis* Tessin **1886** (var.).

Monostyla bulla Gosse 1851, Jennings **1900** = *M. lunaris*, Eckstein **1883**, Weber **1898**, *M. bipes* Stokes 1896.

Monostyla cornuta Ehrenberg **1838**, Hudson et Gosse **1886** = *M. lunaris*, Eckstein **1883** (*non* Ehrenberg).

Notommata aurita (O.-F. Müller) Ehrenberg = *Vorticella aurita* Müller 1786, *N. aurita* Ehrenberg 1830, **1838**.

Notommata cyrtopus Gosse **1886**.

Notommata grönlandica Bergendal **1892**.

Notommata naïas Ehrenberg 1831, **1838**, Weber **1898** = *Furcularia najas* Dujardin **1841**.

Notommata saccigera Ehrenberg 1830, **1838**.

Notommata torulosa (Dujardin) Hudson = *Lindia torulosa* Dujardin **1841**, Cohn **1858**, Plate **1886** *b*, *N. roseola* Perty 1852, *N. tardigrada* Leydig **1854**, *N. torulosa* Hudson **1889**, *N. vorax* Stokes 1897.

Notommata tripus Ehrenberg **1838** = ? *N. onisciformis* Perty 1852, *N. pilarius* Gosse **1886**, *N. mirabilis* Stokes 1896.

Notommata (*Copeus*) *cerberus* Gosse **1886**, de Beauchamp **1908***a* (*non* de Beauchamp **1907***a*, *d*, *f*).

Notommata (*Copeus*) *collaris* Ehrenberg 1831, **1838** (*non* Hudson et Gosse **1886**).

Notommata (*Copeus*) *copeus* Ehrenberg 1832, **1838** = *N. centrura* Ehrenberg 1832, **1838**, Leydig **1854**, Bartsch **1870**, *Copeus labiatus* Gosse **1886**, *C. Ehrenbergii* Gosse **1889**, Rousselet **1906***a*, *C. copeus* Collin 1892.

Notommata (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp **1908** *a* = *Notommata cerberus*, de Beauchamp **1907** (*a*, *d*, *f*).

* *Notommata* (*Copeus*) *quinquelobatus* Stokes **1896** = *Copeus quinquelobatus* Stokes **1896**.

Notops clavulatus (Ehrenberg) Hudson = *Notommata clavulata* Ehrenberg 1831, **1838**, *Notops clavulatus* Hudson **1886**.

Œcistes brachiatus Hudson **1886**.

* *Œcistes longicornis Davis* **1867**.

* *Œcistes pilula* Wills 1878.

* *Œcistes Wilsoni* Anderson et Shephard 1892.

* *Paraseison asplanchnus* Plate **1887**.

Pedalion mirum Hudson 1871, **1886** = ? *Hexarthra polyptera*, Daday 1886.

Pleurotrocha littoralis Levander **1895**.

* *Pleurotrocha marina* Bergendal **1892**.

Pleurotrocha parasitica Jennings **1900**, de Beauchamp **1905** *b* = *P. constricta*, Jennings 1894.

* *Pleurotrocha tridentata* Lie-Pettersen **1905**.

Plœsoma Hudsoni (Imhof) Jennings = *Gastropus Hudsoni* Imhof 1891, *Gastroschiza flexilis* Jägerskiold 1892, *Bipalpus vesiculosus* Wierzejski et Zacharias **1893**, *Dictyoderma hypopus* Lauterborn 1893, *Plœsoma Hudsoni* Jennings 1894, Weber **1898**.

Plœsoma triacanthum (Bergendal) Jennings = *Gastroschiza triacantha* Bergendal **1893**, Levander **1894**, *Bipalpus triacanthus* Bilfinger **1894**, *Plœsoma triacanthum* Jennings 1894, Weber **1898**.

Polyarthra platyptera Ehrenberg **1838** = *P. trigla* Ehrenberg 1833, **1838**, *P. hexaptera* Schmarda 1859.

Proales caudata Bilfinger **1894**.

Proales decipiens (Ehrenberg) Gosse = *Notommata decipiens* Ehrenberg 1830, **1838**, *Notommata vermicularis* Dujardin **1841**, *Proales decipiens* Gosse **1886**.

* *Proales mirabilis* Stenroos **1898**.

Proales petromyzon (Ehrenberg) Gosse = *Pleurotrocha petromyzon* Ehrenberg 1830, *Notommata petromyzon* Ehrenberg **1838**, *Pr. petromyzon* Gosse **1886**.

* *Proales Wernecki* (Ehrenberg) Gosse = *Notommata Werneckii* Ehrenberg 1833, **1838**, *Pr. Werneckii* Gosse **1886**.

Proalides tentaculatus de Beauchamp **1907** *f*.

Pterodina clypeata (O.-F. Müller) Ehrenberg = *Brachionus clypeatus* Müller **1786**, *Pterodina clypeata* Ehrenberg 1833, **1838**, *Pt. crassa* Levander **1894**.

Pterodina elliptica Ehrenberg 1833, **1838** = *Pt. clypeata* Ehrenberg 1831.

Rattulus bicristatus (Gosse) Jennings = *Mastigocerca bicristata* Gosse **1889**, *Rattulus bicristatus* Jennings **1903**.

Rattulus cylindricus (Imhof) Jennings = *Mastigocerca cylindrica* Imhof 1891, *M. setifera* Lauterborn 1893, *M. hamata* Zacharias 1897, Minkiewicz 1900, *R. cylindricus* Jennings **1903**, de Beauchamp **1907** *f*.

Rattulus Henseni Zelinka **1907** (1).

Rattulus longisetus (Schrank) Jennings = *Vaginaria longiseta* Schrank 1802, *Monocerca bicornis* Ehrenberg 1830, **1838**, *Acanthodactylus bicornis* Tessin **1886** *b*, *Mastigocerca bicornis* Hudson et Gosse **1889**, *Monocerca cornuta* Eyferth **1878**, *Rattulus longiseta* Jennings **1903**.

* *Rattulus lophoessus* (Gosse) Jennings = *Mastigocerca lophoessa* Gosse **1889**, Bilfinger **1894**, Weber **1898**, *R. lophoessus* Jennings **1903**.

Rhinops vitrea Hudson 1869.

Rotifer macrurus (Müller) Schrank = *Vorticella macrura* Müller 1783, *R. macrourus* Schrank 1803, Ehrenberg **1838**.

Rotifer tardus Ehrenberg **1838** = *R. tardigradus* Ehrenberg 1830, 1831, *R. maximus* Bartsch **1870**.

Salpina brevispina Ehrenberg 1830, **1838**, Hudson et Gosse **1886** = ? *Salpina redunca* Ehrenberg 1830.

* *Scaridium eudactylotum* Gosse **1886**.

Scaridium longicaudum (Müller) Ehrenberg = *Trichoda longicauda* Müller **1786**, *Scaridium longicaudum* Ehrenberg 1830, **1838**, *Furcularia longicauda* Dujardin **1841**.

Seison annulatus Claus **1876**.

Seison Grubei Claus **1876**.

Stephanoceros fimbriatus (Goldfuss) Montgomery = *Coronella fimbriata* Goldfuss 1820, *Stephanoceros Eichhornii* Ehrenberg 1832, **1838**, *St. glacialis* Perty 1852, *St. fimbriatus* Montgomery **1903**.

* *Synchæta atlantica* Zelinka **1907**.

(1) Cette espèce est très probablement identique à la *Diurella marina* Daday 1889 qui n'a certainement qu'un seul orteil et que j'ai citée sous le nom de *Rattulus marinus* en **1907** *f* ; la *Mastigocerca marina* de Lie-Pettersen **1905** n'en est qu'une variété. Mais j'avais trop peu d'échantillons de la forme observée par moi pour pouvoir m'assurer s'ils correspondaient dans toutes leurs parties, notamment pour le mastax, à la description de Zelinka.

Synchœta grandis Zacharias 1893, Rousselet **1902**.

* *Synchœta littoralis* Rousselet **1902**.

Synchœta oblonga Ehrenberg 1831, **1838**, Rousselet **1902** (*non* Gosse **1886**) = *S. neglecta* Zacharias 1901.

Synchœta pectinata Ehrenberg 1831, **1838**, Hudson et Gosse **1886** = *S. mordax* Gosse 1851, Hudson **1870**, *S. oblonga*, Hudson et Gosse **1886**.

Synchœta stylata Wierzejski 1892, Rousselet **1902**.

* *Synchœta triophthalma* Lauterborn 1894, **1905**, Rousselet **1902**.

Synchœta vorax Rousselet **1902**.

Taphrocampa annulosa Gosse 1851.

Taphrocampa Saundersœ Hudson **1886**.

Triphylus lacustris (Ehrenberg) Hudson = *Enteroplea lacustris* Hemprich et Ehrenberg 1828, Ehrenberg 1831, *Diglena lacustris* Ehrenberg **1838**, *Triphylus lacustris* Hudson **1889**.

DEUXIÈME PARTIE

LES FORMATIONS TÉGUMENTAIRES

A. — LE TÉGUMENT ET LES GLANDES DU PIED

Chapitre I. — Le Tégument chez les Ploïmes ; la lorica et ses réactions.

L'étude des différentes formations ciliaires et glandulaires qui fera l'objet de cette seconde partie doit naturellement être précédée par celle du tégument indifférencié dont elles dérivent. Mais celle-ci pourra être faite en deux mots car il est bien connu dans ses grandes lignes et sa simplicité est telle que je n'ai rien à ajouter aux données des auteurs précédents. On

sait en effet depuis LEYDIG (1851 et 1854) que ce tégument comprend seulement une mince couche protoplasmique, parsemée de noyaux mais sans aucune limite cellulaire, en contact direct du côté interne avec la cavité blastocœlienne sans aucune couche dermique ou péritonéale, revêtue du côté externe d'une cuticule très mince. Un simple épaississement de celle-ci sur la région moyenne du corps constitue la lorica.

Du protoplasma il y a peu de choses à dire : il forme une couche assez uniforme en général, très mince chez un adulte où on peut la méconnaître aisément, plus épaisse au sortir de l'œuf où elle atteint une importance notable chez *Notommata* (*Copeus*) *copeus* (Ehrbg.) et les *Asplanchna* encore dans l'utérus. Une question importante est celle de savoir s'il existe chez l'adulte au-dessous de la lorica ; il semble qu'il ait complètement disparu dans certains cas, les *Euchlanis* par exemple. D'autre part dans certaines formes de Brachions à épines postérieures on voit à la base de celles-ci un petit amas protoplasmique renfermant 1 ou 2 noyaux qui a contribué à la former. (LEYDIG avait reconnu que la matrice y pénètre) ; mais dans beaucoup de cas les épines sont pleines ou dépourvues de protoplasma. Presque toutes les formes loriquées grandissent après l'éclosion, ce qui implique l'existence de la matrice à ce moment ; mais elle peut disparaître plus tard. Le cytoplasma est trop mince pour être riche en inclusions : la graisse en très fines gouttelettes y est la plus commune, mais, sauf chez les espèces pélagiques, elle n'existe que sur des animaux très bien nourris. Souvent aussi de petites vacuoles, qui prennent un développement extraordinaire chez le curieux *Plœsoma Hudsoni* (Imhof) auquel elles donnent un tégument vésiculeux et boursouflé qui doit contribuer chez cette forme d'été à accroître son coefficient de frottement sur l'eau ; WIERZEJSKI et ZACHARIAS (1893) les qualifient fort improprement de « cellules aérifères ». Elles se teintent faiblement par le neutralrot en coloration vitale, caractère d'ailleurs commun aux vacuoles de l'ectoderme et de la plupart des organes qui se développent

surtout dans des conditions pathologiques. Parfois de petits grains dont la nature n'est pas nette, surtout des mouchetures colorables vitalement en rouge violacé chez des animaux inanitiés (voir l'étude de la nutrition chez l'Hydatine). Je mentionne enfin que des essais d'imprégnation au nitrate d'argent sur *Brachionus pala* (Müller) qui ne dénotent aucune limite cellulaire m'ont montré des amas de petits grains colorés en brun, régulièrement disposés dans chaque territoire nucléaire.

Les noyaux sont fort petits aussi et déterminent d'habitude un léger renflement de l'hypoderme à leur niveau, bien qu'ils soient un peu aplatis parallèlement à sa surface. Dans *Hydatina* par exemple, ils mesurent 5 μ environ de diamètre. Ils sont d'un type dont il est indispensable de dire un mot dès à présent, car nous allons le trouver à peu près dans tous les organes que nous étudierons. Il est essentiellement constitué par une membrane mince, de contour assez régulièrement arrondi, entourant un suc où baigne une masse chromatique unique que j'appellerai karyosome pour ne rien préjuger. Cette masse se colore mal par le vert de méthyle, les solutions hématéiques à l'alun de potasse, le violet de gentiane, les carmins, avec une très grande intensité par l'hématoxyline ferrique, la safranine, le magenta, la thionine. Il m'a toujours été impossible par aucune espèce de coloration combinée d'y mettre en évidence deux substances à affinités chromatiques différentes correspondant à une chromatine et à une pyrénine ; elle ne renferme aucune partie acidophile qu'on puisse homologuer aux nucléoles si communs dans d'autres groupes d'animaux. Elle paraît absolument homogène, sauf parfois quelques vacuoles et taches moins colorables. Dans les énormes noyaux du vitellogène qui appartiennent au même type, j'ai pourtant distingué sur des préparations à la safranine, des sortes de microsomes alignés dans une masse moins colorable. En réalité, il existe presque toujours d'autres petits grains chromatiques, difficiles à voir parce qu'ils se décolorent beaucoup plus vite à la différencia-

tion, et accolés à la membrane. Enfin la présence d'un fin réseau achromatique reliant le tout n'est visible que sur certaines préparations bien conservées et peu différenciées ; dans la plupart, on n'observe qu'un précipité granuleux à la périphérie, semblant dû à la coagulation du suc nucléaire. Celui-ci prend l'éosine avec intensité. Sur la division des noyaux de ce type, je ne puis rien dire, n'ayant observé que des individus adultes chez lesquels les noyaux ne semblent jamais se multiplier, même pendant la croissance postérieure à l'éclosion. (Il n'est question d'ailleurs, dans la littérature, que des divisions de l'ovogénèse et des premières segmentations). Les noyaux de ce type ne sont, bien entendu, pas propres aux Rotifères : ils sont fréquents chez les Protozoaires, surtout les Rhizopodes, et se trouvent aussi dans d'autres groupes de Métazoaires comme les Cladocères.

La cuticule est, chez les formes et sur les parties illoriquées, très mince et presque toujours homogène ; elle ne prend pas le lichtgrün comme le font d'habitude les formations de ce genre, mais se montre assez fortement basophile et après une différenciation prolongée prend l'éosine ou l'orange. La lorica présente tout à fait les mêmes réactions et se continue directement avec elle (fig. 21 pl. III). Je n'ai point à parler ici de ses formes et de ses appendices infiniment variés dans les genres et les espèces, qui ne regardent que la systématique. J'indiquerai seulement deux faits : elle est encore généralement très molle à la sortie de l'œuf, ce qui permet à un Brachion par exemple de tenir replié dans celui-ci avec toutes ses épines, et durcit ensuite (1) ; pas plus que la cuticule ordinaire, elle n'est mouillée par l'eau, ce qui a pour effet, comme l'ont observé dès longtemps les auteurs, que l'animal arrivé par hasard à la surface d'une goutte sort brusquement du liquide et ne peut plus y rentrer ; ceci s'observe surtout sur les formes à longues soies, *Triarthra*, *Rattulus*, et complique beaucoup leur préparation.

(1) Le fait est surtout bien visible sur les jeunes Ptérodines où les côtés arrivent à se replier, et peuvent rendre la forme très différente de celle de l'adulte.

Je voudrais par contre dire un mot des expériences par lesquelles, j'ai essayé, assez vainement d'ailleurs, de préciser sa nature chimique. Elle est qualifiée dans tous les travaux et ouvrages courants de « chitine », comme le sont toutes les parties dures secrétées par l'ectoderme chez les Invertébrés. Il y a là une habitude de langage tout à fait fâcheuse : chitine a, en chimie biologique, le sens parfaitement défini de substance voisine des hydrates de carbone bien qu'azotée, qui se scinde par hydrolyse en glucosamine ou chitosamine CH^2OH — $(CHOH)^3$-$CHAzH^2$-COH et anhydride acétique $(CH^3CO)^2O$, et paraît résulter de la polymérisation et déshydratation de plusieurs molécules de ces corps (voir la bibliographie dans von Fürth, **1902**). Cette substance a été décelée sans doute possible dans le squelette externe d'à peu près tous les groupes d'Arthropodes, mais ne l'a été avec sécurité en dehors d'eux que dans le sépion des Céphalopodes. C'est qu'elle ne peut l'être que par une analyse chimique qui demande des quantités assez considérables, et nous manquons absolument d'un bon critérium pour la déceler microchimiquement, les réactions avec l'iode en présence du chlorure de zinc, de l'acide sulfurique, etc., très variables d'un cas à l'autre (voir Krawkow **1892** et Zander **1897**) ne méritant à aucun degré ce titre. La détermination des constantes physiques préconisée par Miss Soller (**1906**), la réduction du Fehling par la dissolution dans un acide, la formation de cristaux plus ou moins caractéristiques de chlorhydrate de glucosamine (procédés qui seraient d'ailleurs difficilement applicables aux Rotifères), n'entraînent point non plus la conviction absolue. Une étude approfondie du squelette tégumentaire des Invertébrés inférieurs, microchimie jointe à l'analyse immédiate dans les cas favorables, rendrait d'immenses services. Je ne puis ici qu'apporter quelques faits qui pourront plus tard être utilisés par elle.

Tout d'abord on s'accorde à reconnaître que la chitine chimiquement définie des Arthropodes est insoluble dans la solution de potasse à l'ébullition, au moins pendant un temps fort

long (en fait les carapaces de petits Entomostracés finissent par se désagréger, la chitine extrêmement mince des articulations cédant la première). Or tel n'est pas le cas pour la lorica des Rotifères ; après avoir constaté le fait en essayant de les nettoyer complètement pour éprouver l'action des réactifs iodés, j'ai fait quelques expériences systématiques avec la potasse et avec l'hypochlorite de potasse, déjà employé par LÉCAILLON **1898** pour distinguer la chitine, qu'il ne désagrège qu'à la longue, de la chorionine des œufs d'Insectes. Elles ont été faites surtout sur *Anuræa cochlearis* Gosse var. *robusta* Lauterborn mais simultanément sur beaucoup d'autres formes. Au bain-marie à 100° dans une solution de potasse à 10 %, au bout de 10 minutes déjà, la lorica est complètement dissoute, tandis que l'enveloppe des œufs (d'été) et les mastax, en apparence semblables, résistent longtemps. La potasse à 50 % dissout tout rapidement. Même la potasse à 2 % dissout les loricas en 30 min. : on les voit devenir de plus en plus molles et transparentes, l'ornementation s'effacer, la forme s'aplatir latéralement grâce au ramollissement. Elles finissent, sans avoir augmenté notablement de taille, par flotter dans le liquide, puis s'effacent complètement.

A température de l'étuve (55°) la potasse à 2 % met au moins 24 heures à dissoudre les loricas, à 10 % 3 heures. Celle à 50 % produit d'abord un ratatinement et une augmentation de réfringence, avec conservation même des parties molles ; mais il suffit alors de diluer le liquide de 4 ou 5 volumes d'eau pour qu'elles se dissolvent presqu'instantanément en se liquéfiant à la périphérie. Cette même action se produit même à froid au bout de 24 heures de séjour dans la potasse à 50 %. Celle à 10 % ramollit et déforme sans dissoudre complètement. La cuticule mince se comporte de même, quoique plus difficile à suivre (1). Somme toute la lorica est très attaquable par la

(1) LEYDIG (**1856**) indique chez les Rhizotes et *Notommata copeus* Ehrbg. sa solubilité dans la potasse à froid. Je n'ai pu le vérifier sur cette dernière forme, au moins avec des solutions étendues.

potasse, ce qui nécessite de grandes précautions si on veut l'employer pour son étude, le mastax beaucoup moins et les œufs encore moins. L'hypochlorite agit comme la potasse, beaucoup plus rapidement : une solution concentrée du commerce dont j'ignore le titre exact, allongée d'un volume d'eau ; dissout les loricas, en même temps que les tissus mous en 15 minutes, respectant encore les mastax même les plus ténus qui ne sont guère attaqués qu'au bout de 2 heures ; quant aux œufs, il est nécessaire de chauffer à 55° pendant 3 heures pour arriver à les dissoudre. Etendue au dixième, elle dissout encore les loricas en 1 heure ; les tissus mous ont disparu au bout de 15 minutes. Tout ceci s'applique aussi bien aux individus conservés dans l'alcool qu'aux individus frais.

Reste à parler de l'action des acides ; je n'ai expérimenté que l'acide chlorhydrique. La solution pure à 22° du commerce, à froid, dissout instantanément les mastax en respectant les loricas et les parties molles. Au bout de 24 heures seulement on voit la lorica gonflée, sa paroi extrêmement épaissie sauf au niveau des pointes qui sont noyées dans cet épaississement, tandis que la coque des œufs est intacte. Le phénomène ne va d'ailleurs guère plus loin. A 55° tout, sauf les œufs, est dissous en 15 minutes et à 100° les œufs eux-mêmes se dissolvent. L'acide dilué agit beaucoup moins : à 50 %, à température de 55°, il faut 3 heures pour déformer et ratatiner les loricas sans dissoudre complètement les mastax (qui ne paraissent attaqués que par l'acide concentré). A 20 %, rien ne se dissout. Le fait à retenir, déjà noté par Gosse (**1856**) est la solubilité du mastax dans les acides minéraux concentrés (je n'ai pu arriver comme lui à le dissoudre dans l'acide acétique).

On serait donc fondé à dire qu'il y a au moins trois substances cuticulaires chez les Rotifères : celle de la lorica, facilement soluble dans les alcalis, celle du mastax, plus facilement dans les acides, celle de la coque des œufs, plus résistante aux deux, ce qui se comprend aisément (je n'ai pu étudier les œufs d'hiver qui doivent l'être encore plus). Peut-être serait-il d'ailleurs

plus juste de parler de trois états de substance (bien que la résistance différente vis-à-vis des acides et des bases semble un caractère chimique). En tout cas, aucune d'elles n'est de la chitine, car les appendices les plus ténus d'Entomostracés résistent plus longtemps que les œufs même à n'importe quel réactif. De plus aucune des trois ne donne de réaction avec l'iode non plus qu'avec le chlorure de zinc et l'iode appliqués successivement suivant la méthode de ZANDER qui donne une magnifique teinture rouge violacé sur les Cladocères, moins nette sur les Copépodes. La cuisson dans la potasse à 160° qui transforme la chitine en substance directement colorable, par l'iode, employée par VAN WISSELINGH (**1898**) pour la distinguer de la cellulose chez les champignons, n'est bien entendu pas applicable en ce cas. Peut-être est-il prudent de ne voir là que des différences relatives avec la chitine, qui peuvent tenir à l'état physique ou au degré de polymérisation, comme on en observe sur les polysaccharides ; SCHEPOTIEFF (**1903**) a trouvé les soies des Oligochètes altérables par la potasse et l'hypochlorite, quoique moins que les organes précédents ; il n'a pu en extraire un sucre réducteur, mais SOLLER (**1906**) l'a fait et leur attribue les constantes physiques de la chitine. Pourtant nous éviterons d'employer ce mot. L'analyse immédiate qui trancherait la question serait peut-être possible chez les Nématodes dont la cuticule a les mêmes solubilités d'après KRAWKOW, fait que j'ai vérifié sur *Ascaris megalocephala* (les œufs résistent au contraire à la potasse). La grosse difficulté est toujours le nettoyage et l'isolement de formations aussi altérables AWERINZEW (**1903** et **1907**) a fait des remarques analogues aux miennes sur des carapaces de Rhizopodes.

Une question encore demande à être traitée ici, celle de la présence chez les Ploïmes d'une enveloppe gélatineuse analogue à celle qui est si développée chez la plupart des Rhizotes. Un seul à ma connaissance la présente (1), c'est *Notommata* (*Co-*

(1) KING (**1893**) a observé *Furcularia forficula* Ehrbg. dans un tube opaque qui paraît formé par elle. J'ai pu confirmer cette observation, mais non préciser le mode de sécrétion. On pourra

peus) *copeus* Ehrbg. chez qui elle a été déjà figurée par EHRENBERG (**1838**) et décrite par LEYDIG (**1854**), HUDSON et GOSSE (**1886**), etc. On ne la trouve que chez les animaux, en général adultes, qui vivent dans le fond parmi les détritus ou à la surface des plantes. Ceux qui nagent en pleine eau, surtout des jeunes, ne la présentent pas, mais peuvent la sécréter sous une influence défavorable, par exemple quand on les traite par une solution fortement colorée de rouge de ruthénium que fixe la gelée en question (le Congo ne la colore pas). On voit alors la partie moyenne de l'animal s'entourer d'une auréole rose qui à un fort grossissement apparaît comme striée, perpendiculairement à la surface : il est aisé de se convaincre en effet qu'elle est sécrétée à travers des pores très fins, visibles seulement de face ou sur une coupe tangentielle, qui criblent la cuticule ; de chacun sort un filament accolé aux voisins qui représente une des stries. La matière de la gaîne se trouve en fines granulations dans l'hypoderme qui, comme nous l'avons vu, est très épais même chez l'adulte et prend le lichtgrün avec une intensité particulière ; je n'ai pu arriver à la colorer dans le protoplasma par le rouge de ruthénium. J'ai toujours vu la gaîne ainsi sécrétée commencer aussitôt à se dissoudre dans l'eau et disparaître en quelques minutes ; l'animal peut l'abandonner en se déplaçant. Il faut bien admettre pourtant qu'elle peut subir un durcissement puisqu'on la trouve à l'état naturel chez certains individus très épaisse, encore nettement striée comme l'a figurée HUDSON, et fortement colorée en jaune. Elle est néanmoins alors très soluble dans la potasse étendue.

sans doute faire la même observation sur d'autres Ploimes. BARTSCH (**1870**) attribue une gaîne incolore à *Notommata saccigera* et WEBER (**1898**) en figure une à *Copeus caudatus* que je n'ai pas constatée chez cette espèce. FERRONNIÈRE (**1901**), a vu *Monostyla cornuta*, *Salpina brevispina*, etc., se former un kyste ou au moins un bouchon mucilagineux pour résister au dessèchement et tout récemment LAUTERBORN (**1908**) a signalé autour de deux espèces pélagiques *Rattulus cylindricus* et *Gastropus stylifer* une gaîne aussi développée que celle d'un *Conochilus* probablement sécrétée par l'hypoderme épais, dont il a observé la coloration par le bleu de méthylène et la dissolution périphérique, analogues à ce que nous décrivons d'autre part.

Chapitre II. — Les glandes du pied dans la série des Ploïmes.

Les variations subies par le pied, ses orteils et ses glandes dans ce groupe sont extrêmement grandes en apparence ; ce sont, en réalité, surtout des différences de proportion qui ne retentissent pas sur leur constitution essentielle, absolument constante. Nous ne pouvons ici qu'en donner quelques exemples.

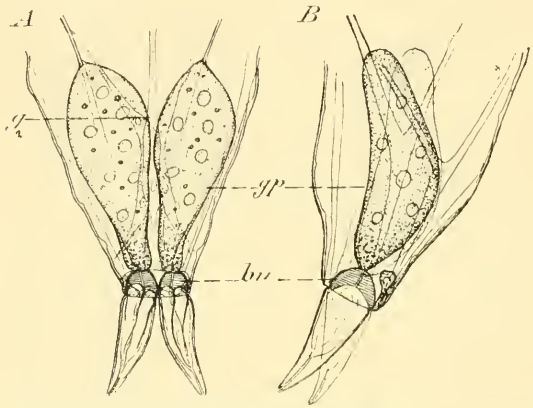


Fig. VI. Glandes du pied d'*Hydatina senta* (Mülller) × 390. A, vue dorsale ; B, vue latérale gauche.

Chez *Hydatina senta* (Müller), les glandes du pied se présentent sous l'aspect typique qui leur faisait décerner le nom de « Kolbenförmige Organen » par Leydig (**1854**) qui en soupçonna le premier la nature, tandis qu'Ehrenberg en faisait au besoin des testicules ! Ce sont deux corps allongés (*gp*, fig. VI) plus ou moins renflés suivant l'état de nutrition de l'organisme, car ils s'amincissent rapidement dès qu'il souffre de l'inanition et deviennent alors minces et fusiformes, souvent étalés sur les muscles rétracteurs du pied auxquels ils s'attachent. Contiguës l'une à l'autre, les glandes remplissent presque tout le pied et dépassent à peine en haut le niveau de l'anus. En bas, chacune s'étrangle, puis se renfle en un prolongement bulbeux (*bu*) qui coiffe exactement la base de l'orteil avec laquelle il se continue; l'étranglement répond au passage dans une sorte de diaphragme hémisphérique qui isole l'insertion des orteils et qui n'a été vu jusqu'ici que par Grenacher (**1869**)

chez *Brachionus rubens*. L'orteil lui-même est un tube cuticulaire dont la paroi mince s'épaissit à sa pointe obtuse pour ne laisser que le fin canal par lequel s'échappe la sécrétion. Entre les deux glandes on voit aisément quand elles sont amaigries le ganglion du pied découvert par ZELINKA dans les Bdelloïdes (g_2) ; il envoie des nerfs aux muscles nombreux qui convergent vers le pied et sans doute aux glandes mêmes. Enfin on aperçoit, surtout de profil, un petit renflement vacuolaire dorsal, à la base de l'orteil, qui paraît le dernier rudiment des glandes accessoires que nous décrirons chez d'autres formes.

La glande est une masse de protoplasma finement granuleuse entourée d'une membrane très fine, qui devient visible par les plis longitudinaux qu'elle forme sur l'animal inanitié. Ce protoplasma (fig. 32, pl. IV) est finement granuleux, souvent, même sur le vivant, d'aspect régulièrement aréolaire, les aréoles étant remplies d'un hyaloplasma plus clair et les nœuds du réseau renfermant de petites gouttelettes qui prennent le vert lumière, se condensent vers le bas, et sont le produit de sécrétion lui-même. On y observe parfois aussi des formations basophiles, grains ou filaments, qui pourraient précéder cette sécrétion et se rapprocher des ergastoplasmes, mitochondries, etc., dont la littérature est si vaste — à moins qu'ils ne soient simplement le produit de sécrétion ayant inversé sa réaction histochimique comme il est fréquent dans l'appareil rétro-cérébral (voir plus loin). Je n'ai point eu le loisir de m'engager dans l'étude de cette question, d'ailleurs difficile car on n'agit pas comme on veut sur la sécrétion des glandes du pied. Les noyaux, régulièrement répartis dans la masse au nombre d'environ 6 ou 7, sont parfois assez difficiles à voir sur le vivant car leur chromatine n'est pas toujours réunie en karyosome, mais éparpillée à la périphérie.

Le bulbe hémisphérique qui coiffe la base de l'orteil, et la partie immédiatement contigüe de la glande, ont un aspect tout différent : basophilie intense qui les fait apparaître comme

un bloc étranglé, noir ou rouge suivant le colorant employé. Dans d'autres cas on peut dissocier cette teinte uniforme en une série de petits grains fortement colorés, tassés les uns contre les autres, et qui s'égrènent dans le haut et le bas. Rarement enfin il apparaît aussi vacuolaire. Au centre un très fin canal filiforme permet au produit de sécrétion de traverser ce bloc singulier. Dans l'orteil lui-même, il n'est point aisé de le suivre : ce qu'on voit sur le vivant, c'est une mince cloison sagittale qui, naissant dans la concavité du bulbe, vient se perdre près de la pointe où le canal redevient net, et d'autres filaments analogues qui doublent la paroi à quelque distance. Le tout sur les coupes prend faiblement le lichtgrün : aucun canal individualisé rempli de sécrétion. Il n'est point aisé de dire quelle est la signification de tout ce système bizarre qui paraît absolument constant chez les Ploïmes. Le bulbe prend-il part à la sécrétion d'une substance spéciale ? Il ne paraît renfermer aucun noyau propre, ni être doué d'aucune contractilité. Chez *Notommata collaris* Ehrbg. la sécrétion forme un fil bien individualisé, s'entortillant au dehors, qui traverse l'orteil en ligne droite ; il est donc probable que le canal se continue à travers la cloison médiane, bien que je n'aie pu m'en assurer chez l'Hydatine.

Quant à la nature même de la sécrétion, il n'y a pas grand'-chose à en dire : les formes où elle persiste au dehors en un tractus épais comme il vient d'être dit sont fort rares et se prêteraient seules à quelques essais microchimiques. Il est fréquent pourtant chez l'Hydatine et la plupart des Ploïmes, comme l'ont noté dès longtemps les auteurs, de la voir se prolonger en un fil impalpable que rendent visible en s'y attachant les détritus épars dans l'eau. Elle est en tout cas d'une extrême ténacité et fixe l'animal si efficacement qu'il a parfois peine à se détacher. La réaction acidophile et l'absence de métachromasie font douter qu'il s'agisse de véritable mucus, mais le rapprochent de la sécrétion de la glande sub-cérébrale.

Comme il est naturel de supposer un état primitif où les

glandes du pied étaient nombreuses, état qui se conserve en partie dans les autres ordres de Rotifères, nous regarderons comme plus primitifs que celui de l'Hydatine les cas où les glandes accessoires, qu'on aperçoit à peine dans celle-ci, sont bien développées. C'est celui par exemple de *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp (fig. VII *A*) où il n'existe pas moins de 4 paires de glandes dans le pied ; j'ai déjà indiqué cette disposition en **1907***d* : les deux principales, en massue, et fort analogues à celles de l'Hydatine, ainsi que les orteils, sont flanquées ventralement de deux plus petites, mais analogues, qui semblent se confondre avec elles à leur base, dorsalement de quatre autres, très petites, filiformes et renflées à l'extrémité supérieure, convergeant à l'inférieure pour se réunir en un conduit unique qui s'ouvre juste à la base des orteils entr'eux (chez *N. copeus* il se prolonge même à l'extérieur par un petit tube cuticulaire). Quelles sont les fonctions de ce groupe, probablement distinctes de celles des glandes des orteils, c'est ce qu'il est difficile de dire. Chez *Euchlanis dilatata* (fig. VII *B*), nous n'avons que deux glandes accessoires, mais de taille relativement grande, très distinctes et s'ouvrant à la base des orteils, au voisinage des deux soies qui s'insèrent là. Ceux-ci sont, comme on le sait, de beaucoup plus grande taille que dans les genres précédents, mais leur structure est identique et leur orifice tout à fait à la pointe : le canal les traverse de bout en bout.

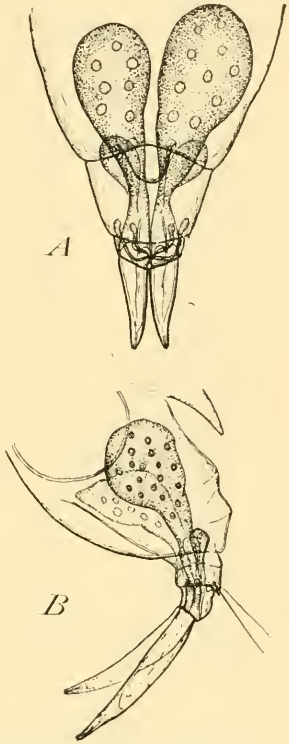


Fig. VII. Pied et ses glandes : A chez *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp, vue dorsale × 300 environ ; B, chez *Euchlanis dilatata* Ehrenberg, vue latérale gauche × 290.

Autour de l'Hydatine prise comme type moyen gravitent des formes dont certaines sous l'influence d'un genre de vie particulier, le commensalisme sur des Crustacés en général, ont développé énormément leur appareil fixateur : ce sont *Proales petromyzon* (Ehrbg.) et surtout *Furcularia gammari* Plate, beaucoup plus exclusivement « Raumparasit » et où les glandes remontent presqu'à la moitié de la longueur du corps. Leur structure n'est d'ailleurs pas modifiée. D'autre part, chez les formes qui s'adaptent à la vie pélagique, les glandes au contraire se réduisent et tendent à disparaître. Nous n'en figurons qu'un cas, celui du *Brachionus pala* (Müller), où, comme dans tout le genre (fig. VIII) elles se sont allongées en longs boudins qui s'accolent aux muscles rétracteurs du pied et s'en laissent difficilement distinguer. Les bulbes, de même que les orteils, sont très réduits, mais les parties essentielles s'y retrouvent toujours ; il ne paraît pas y avoir de glandes accessoires. Les *Synchœta* montrent des phénomènes analogues ; chez les uns et les autres, elles sont encore nettement fonctionnelles. La disparition du pied entraîne bien entendu celle des glandes. Seule *Asplanchna Herricki* de Guerne a gardé un organe assez bizarre qui semble y correspondre (voir Wierzejski **1892**) et qu'il ne m'a pas été possible d'étudier par moi-même. *Proalides* (de Beauchamp **1907***f*) semble en avoir un rudiment ; quant à celles qui chez *Cypridicola* (Daday **1893**) s'adapteraient à la sécrétion du pédoncule des œufs, la preuve de leurs homologies est à faire par celui qui retrouvera cette forme si curieuse.

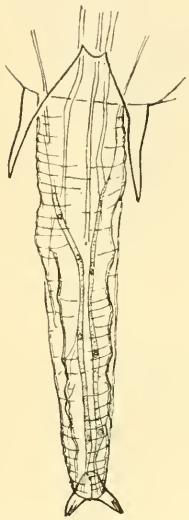


Fig. VIII. Pied de *Brachionus pala* (Müller), vue ventrale × 350.

Beaucoup plus spécial et méritant d'être étudié à part est le cas des Rattulidés que je décrirai en prenant pour type

Rattulus bicristatus (Gosse), (fig. IX). Je n'insiste pas sur la structure et les variations, conséquence de l'asymétrie si curieuse de cette famille, de l'appareil pédieux composé primitivement de deux orteils principaux styliformes qui se réduisent à un dans le genre *Rattulus* (voir JENNINGS **1903**). Un caractère général de ces orteils est d'être pleins, ou en tout cas non traversés par le canal des glandes qui s'ouvre à leur base. Comment rattacher cette disposition à la disposition générale ? On pourrait supposer que les glandes du pied des Rattulidés correspondent en réalité aux glandules accessoires des autres formes qui s'ouvrent, elles, à la base des orteils. Mais je croirais plus volontiers que nous avons ici l'exagération de la disposition de *Furcularia forficula* où l'orifice se trouve sur l'un des côtés de l'orteil aplati et recourbé, et plus près de la base que du sommet. Que cette inégalité s'accroisse, la partie distale se développant énormément tandis que l'autre régresse, et nous avons la disposition des Rattulidés.

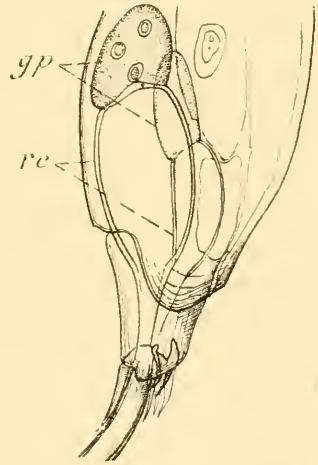


FIG. IX. Glandes du pied de *Rattulus bicristatus* (Gosse). Vue latérale gauche × 735 environ.

En tout cas, le développement des glandes n'est nullement proportionnel à celui des orteils. Chez *R. bicristatus*, nous en avons deux, inégales, mais bien développées toutes les deux. Chacune est composée d'une vaste ampoule aux parois assez épaisses (*re*) coiffée d'une petite calotte de protoplasma finement granuleux avec noyaux, qui présente les caractères habituels de la glande (*gp*). La vésicule s'ouvrant à la base de l'orteil parmi les « substyles » qui l'entourent est contractile comme la vessie elle-même avec laquelle on l'a quelquefois confondue et se contracte de temps en temps, quoique moins souvent que

celle-ci. L'avantage de cette disposition bizarre est évident et a été déjà bien reconnu par Jennings : la glande ouverte à la base de l'orteil ne servirait à rien, l'animal devant se fixer par son extrémité, si la brusque contraction de la vésicule n'éjaculait pour ainsi dire le mucus le long de la tige cuticulaire qu'il englue dans toute sa longueur (on peut avec un peu d'attention distinguer à sa surface cette couche variqueuse et collante). Elle devient alors un organe d'adhésion d'une rare efficacité, trop efficace même car quand elle vient à adhérer par toute sa longueur au porte-objet l'animal ne peut plus se dégager en tournant sur lui-même et meurt sur place.

Sur les coupes (pl. VI, fig. 64) la paroi de la vésicule se montre musculaire, composée de fibrilles nettement striées. Cette couche recouvre les deux vésicules et n'existe pas entr'elles. Elle passe entre la cavité et le protoplasma de la glande qui ne communique avec celle-ci que par un point central. Ceci nous fixe sur ses homologies : elle dérive à coup sûr du diaphragme que traversent les glandes du pied chez les formes déjà étudiées, et la vésicule elle-même correspond à la dilatation du bulbe qui lui est sous-jacent, sur lequel le diaphragme s'est appliqué étroitement en devenant contractile. Si elle dérivait de la glande même, elle passerait probablement sur son fond (cf. le sac rétro-cérébral d'*Euchlanis*) et serait propre à chaque vésicule. Quant à la glu elle-même, ses propriétés sont assez spéciales : dans le réservoir, elle réduit nettement l'acide osmique en prenant une teinte brunâtre. J'ai toujours trouvé sur les coupes une différence de coloration entre celle des deux vésicules : dans la plus grande elle garde cette teinte jaunâtre et ne se colore pas, dans la plus petite elle prend nettement l'éosine, et non le lichtgrün. Elle n'est pas métachromatique au bleu Unna qui la colore fort peu. Je renvoie à Jennings pour les variations de l'appareil dans la famille ; il arrive que les deux glandes s'accolent un réservoir unique à cloison médiane.

Chapitre III. — Le tégument, le pied et le fourreau chez les Rhizotes.

La plupart des Rhizotes sont, comme on le sait, entourés d'un fourreau élaboré par eux, d'aspect et de consistance très variable, constitué en général par une sécrétion de l'ectoderme comme celle beaucoup moins différenciée que vous venons de voir chez *Notommata copeus;* son étude ne saurait être séparée de celle du tégument et a des connexions très étroites avec celle des glandes du pied. Nous allons nous en convaincre sur le seul d'entr'eux que j'aie étudié en détail, *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss) et nous verrons ensuite jusqu'à quel point on peut généraliser les résultats de son étude.

Le *Stephanoceros* adulte se présente émergeant d'une masse gélatineuse à contours nets, grossièrement cylindrique ou ogivale, dans laquelle il est plongé jusqu'à la base de l'entonnoir brachial. Son corps et son pied le traversent de part en part pour aller s'attacher au ramuscule végétal qui le porte, et sont logés dans une cavité qui épouse fort exactement leurs contours sans toutefois toucher au moins le premier (fig. X *D*). En dedans comme en dehors la masse gélatineuse est limitée par un contour très net qui donne l'impression d'une membrane entourant un contenu plus fluide (1). Ses contours sont ondulés, donnant l'impression d'une série de tores superposés ou plutôt emboîtés, car on aperçoit à leur limite des sinus linéaires, profonds et souvent ramifiés, beaucoup plus que dans la figure, qui sont l'expression en coupe optique de gorges circulaires étroites les séparant les uns des autres. Leur nombre est d'ailleurs variable comme leur profondeur. L'ouverture n'est souvent pas tout à fait terminale, l'animal se tenant toujours un peu penché vers le côté ventral.

(1) Il n'est point aisé de bien saisir la nature de cette gaîne, et les auteurs ont longtemps discuté pour savoir si elle était pleine ou creuse ; voir Rosseter (1881). Leydio (1854) pourtant l'avait bien reconnue.

Sur le vivant cette gaîne se colore avec intensité par le rouge Congo, qui décèle dans sa constitution une hétérogénéité non appréciable sans cela (pl. V fig. 46.) Le bleu polychrome à faible dose lui communique aussi une teinte violacée qui se modifie rapidement. Le rouge de ruthénium ne la colore qu'après séjour dans l'alcool, et seulement sa couche interne en général. L'iode ne la colore pas, sur les coupes elle prend le lichtgrün. Elle se dissout avec une grande rapidité, au moins à chaud, dans les alcalis même étendus, résiste au contraire aux acides assez concentrés, comme l'avait déjà vu Leydig (**1854**). Enfin, fait très curieux déjà signalé par Rousselet dans ses méthodes de préparation, dans l'eau formolée, elle gonfle et finit par doubler ou tripler de longueur, étirant ou submergeant le corps qui ne peut suivre cet accroissement.

Sur la formation de cette gaîne, il n'existe dans la littérature que les observations très incomplètes de Gosse (**1862** et **1886**). J'ai été assez heureux pour la suivre et l'élucider complètement. A sa sortie de l'œuf, qui achève son développement après la ponte dans la gaîne de la mère, le jeune (fig. III, p. 31) présente une forme allongée, tronconique, dont le tiers inférieur environ est formé par le pied. A la base de celui-ci, juste au-dessous de la vésicule intestinale, l'hypoderme relativement mince s'épaissit soudain en deux énormes cellules (*h*), (1), qui proéminent dans la cavité et forment ensemble un anneau dont chacune constitue la moitié. Elles paraissent uninucléées. Sur le vivant elles apparaissent homogènes ou très finement granuleuses ; sur coupes elles se colorent par le lichtgrün en un vert brillant tout à fait homogène (fig. 16, pl. III). Autour des noyaux seulement on aperçoit un peu de protoplasma coloré par l'éosine qui pénètre et se ramifie dans la masse verte, de sorte qu'on peut ramener celle-ci à la confluence de mouchetures isolées comme celles des glandes du pied qui ont fini par

(1) Pour la commodité du langage, j'appelle cellules tous les renflements plus ou moins isolés de l'hypoderme dans le pied ou l'appareil rotateur bien qu'ils n'aient pas de membranes les séparant du reste (toute la couche hypodermique est toujours syncytiale) et puissent renfermer plusieurs noyaux.

tout infiltrer. Ces cellules ont été déjà vues par VALLENTIN et MONTGOMERY qui ont soupçonné leur rôle. Au-dessous d'elles, 4 ou 5 rangées de cellules également renflées, mais beaucoup moins que les précédentes, revêtent le reste du pied. Dans son extrémité, on remarque, juste au-dessus de la petite fossette portant un pinceau de cils assez longs et dorsale à une petite pointe acuminée qui termine le pied, deux amas de globules assez gros et réfringents (*gp*) qu'un court canal relie à la fossette en question. Ils prennent l'éosine avec intensité (fig. 16). Il faut les envisager comme le produit de sécrétion de deux glandes du pied comparables à celles des Ploïmes déjà à peu près régressées à la naissance, car on ne voit au-dessus d'eux que des tractus protoplasmiques plus ou moins confondus avec les grands muscles rétracteurs.

Le jeune ainsi constitué nage à l'aide de sa ceinture circumapicale de longs cils et, au bout d'un temps variable d'une heure à vingt et plus, se fixe soudain par l'extrémité du pied ; à ce moment les globules brillants dont j'ai parlé sont expulsés au dehors, j'ignore par quel mécanisme, et constituent un ciment très efficace qui fait adhérer au support le pied un peu excavé à l'extrémité. Cette substance prend alors le Congo avec intensité. En même temps, on voit tout autour de la base du pied apparaître un anneau mucilagineux qui se colore aussi par le même réactif. Il est formé d'abord de petites particules colorables qui lui donnent un aspect granuleux (pl. V fig. 45), mais rapidement il se gonfle dans l'eau, augmente beaucoup d'épaisseur et devient homogène et hyalin. Il est aisé de se rendre compte que ces grains sortent en nature de l'épaississement annulaire, qui n'est limité en dehors par aucune membrane. Parfois l'anneau lui reste adhérent et il se produit des tiraillements, la formation de grosses vacuoles au contact de la partie adhérente. Enfin l'épaisseur des cellules et leur affinité pour le lichtgrün diminuent brusquement, tandis que la gaine aussitôt sécrétée prend fortement ce colorant.

Tandis que l'anneau est sécrété, l'animal se courbe sur son

pédoncule de façon à l'amener au contact du support successivement dans tous les azimuts et à l'y coller ; c'est la manœuvre aperçue par Gosse. En même temps, comme il a été dit, cet anneau gonfle et finit par former un dôme atteignant toute la hauteur du pied, qui n'est pas grande à ce moment, il est vrai, et le revêtant jusqu'à la base du corps (fig., X, *A*, f^1). Le Congo montre

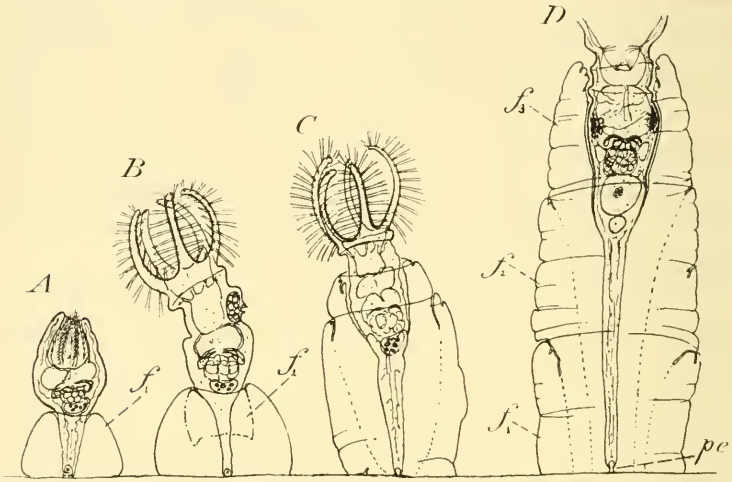


Fig. X. Formation de la gaîne chez *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss) : *A*, jeune individu aussitôt après fixation ; B, formation du second anneau ; C, étirement des deux premiers ; D, gaîne et pied de l'animal adulte, × 110 environ.

que le gonflement se fait à partir du centre du tore, la gelée demeurant plus dense à la périphérie (fig. 46) et formant paroi tout autour. Mais les choses ne s'arrêtent pas là : à ce moment est sécrété un second anneau par les mêmes cellules, qui s'emboîte dans le premier (pl. V fig. 46 et fig. X, *B*, f^2) et en se gonflant le déborde en haut, remontant le long du corps en même temps qu'il revêt le pied qui s'allonge (fig. X, *C*). Puis un troisième (fig. X, *D*, f^3). Je n'ai pas observé au delà et ne sais s'il peut s'en former davantage ; à ce stade l'anneau sécréteur a perdu la plus grande partie de son épaisseur et l'allongement, qui finit par donner à la gaine une longueur de 600-650 μ revêtant tout le corps et le pied très étiré, paraît résulter plutôt de leur gonflement progressif par absorption d'eau, qui les

fusionne en même temps et rend impossible chez l'adulte de trouver leur limite exacte ; les 4 ou 5 replis ramifiés qu'on peut compter souvent sur la paroi pourraient résulter d'un plissement secondaire sous l'influence des contractions aussi bien que d'une séparation primitive des anneaux.

Chose curieuse, ce gonflement et cet allongement se continuent quelquefois au delà de ce qui est utile à l'animal ; chez les individus conservés longtemps vivants dans des verres de montre, on voit en général la gaîne subir à la fin un étirage extraordinaire qui fait craquer la membrane limitante et amène une perte de tonicité générale ; elle arrive ainsi à déborder de beaucoup l'appareil brachial, à se refermer au-dessus de lui et à l'empêcher tout à fait de sortir pour s'étaler. La mort de l'animal en est à bref délai la conséquence. Ceci ne semble pas dû aux conditions expérimentales : on rencontre dans la nature de vieux animaux ayant cette disposition et des gaînes vides allongées et distendues de cette façon. Il semble que la substance de la gaine est gélifiable à l'infini et qu'au bout d'un certain temps la partie plus résistante qui l'entoure ne suffit pas à la contenir. C'est ce phénomène que le formol facilite, ou du moins n'empêche pas.

Chez l'adulte (fig. X, *D*) le pied, très étiré, est constitué par un mince tube protoplasmique présentant des renflements internes disposés grossièrement en anneaux, d'un développement très variable et où l'on reconnaît ceux qui existaient à la naissance. Le premier, qui a sécrété la gaine, est à peine distinct des autres. Au centre les muscles (voir la coupe très caractéristique figurée par Vallentin **1891**), qui ne sont pas striés et dont il est difficile de distinguer les tractus nerveux ou le reste des glandes, et au bout une dépression où s'insère une très courte tige hyaline étalée à l'autre extrémité sur le support (*pe*) : c'est le ciment fixateur qui a pris cette forme, sans doute sous les tractions répétées qui vont quelquefois jusqu'à le briser et détacher l'animal.

Dans les Floscularidés, la gaîne est tout à fait semblable à

celle de *Stephanoceros* et il n'est pas douteux qu'elle ne soit sécrétée de même. Bien qu'aussi développée, elle est beaucoup plus molle et hyaline et il est souvent difficile de la voir quand des débris quelconques ne dessinent pas ses contours en s'y collant, ce qui explique qu'elle ait été niée autrefois par Dujardin (**1841**). Elle ne prend pas le Congo, mais bien le rouge de ruthénium. Le pied est rattaché au support par une tige mince et cylindrique, anhiste, qu'on nomme le « pédoncule » et qui n'est pas autre chose que le ciment terminal déjà trouvé chez *Stephanoceros ;* il atteint chez certaines espèces le tiers de la longueur du pied (*Fl. longicauda* Hudson). Il serait intéressant de savoir si sa forme régulière est due à un mode particulier de sécrétion ou simplement à son allongement graduel sous l'influence des tractions, ce qui est probable.

Sans avoir pu faire une étude approfondie des Mélicertiens à ce sujet, je suis fondé à croire que les phénomènes y sont essentiellement analogues. Leurs embryons présentent à la base du pied un anneau glandulaire tout semblable à celui des précédents. Dans les Conochilidés, dans le g. *Lacinularia* (elle régresse dans *Megalotrocha*) et dans une partie des *Œcistes* (*Œ. Wilsoni* Anderson et Shephard, *Œ. brachiatus* Huds., etc.), ainsi que dans *Melicerta naïas* (Ehrbg.), il existe une gaine gélatineuse, confluente entre les divers individus dans les formes coloniales, dont la forme et la disposition sont exactement semblables à celles des Flosculaires. Comme celle-ci, elle prend le rouge de ruthénium avec intensité (je l'ai constaté dans les quatre espèces de Conochilidés), mais non le Congo. D'autres espèces ont un amas de détritus entourant une masse semblable. Plus différents sont les tubes cornés de la plupart des *Œcistes* et des *Limnias* qui semblent bien entièrement sécrétés par l'animal et mériteraient une étude approfondie ; ils se colorent, surtout à la base, par le rouge de ruthénium. Enfin, dans d'autres, interviennent des matières étrangères : chez *Œ. pilula* Wills et *Melicerta janus* Huds. des boulettes fécales collées par dessus le simple tube gélatineux, chez *Melicerta ringens* Schrank

et *M. conifera* Huds. les boulettes élaborées dans la fossette sublabiale par un procédé trop de fois décrit depuis GOSSE (**1852**; voir aussi **1886** et JOLIET **1883**), pour que j'y revienne; l'ébauche en existe d'après DAVIS (**1867**) chez son *Œ. longicornis*. Je regrette de n'avoir pu faire l'étude histologique de la fossette et de la glande sublabiale, qui d'après ZELINKA (**1892**) formerait dans l'œuf un corpuscule d'excrétion analogue à celui du rectum. Les boulettes prennent le rouge de ruthénium avec intensité, plutôt les particules élémentaires que le ciment. Il existe au début une petite gaine gélatineuse en dôme ne couvrant qu'une partie du pied, comme chez le jeune *Stephanoceros*, qui sert de fondation aux assises régulières de boulettes rangées par dessus; c'est l'aspect figuré par HUDSON et GOSSE (**1886**, pl. V, fig. 1*d*).

Quant au pied de l'adulte, rien de spécial dans toutes ces formes ; il y a beaucoup de confusions dans la littérature entre les épaississements latéraux et les glandes proprement dites, seules homologues de celles des Ploïmes, et qui ne semblent pas prendre part à la formation du fourreau lui-même. Chez *Melicerta pedonculata* JOLIET (**1883**), les dernières forment un pédoncule plus long que le pied chez l'adulte, les uns et les autres sont régressés. Chez *Lacinularia socialis*, MASIUS (**1890**) décrit une glande unique (?). Dans le mâle de la même espèce, Clara HAMBURGER (**1907**) décrit deux glandes à noyaux nombreux avec deux petits appendices dorsaux également plurinucléés, qui seraient des réservoirs (?). Dans les *Megalotrocha*, formes à gaîne réduite ou nulle, l'anneau glandulaire s'est transformé en un organe d'adhésion souvent plissé ou déchiqueté où viennent se coller les œufs, l' « ovifer » des auteurs. SURFACE (**1906**) a décrit la curieuse façon dont se forment les colonies de *M. alboflavicans* Ehrbg., où un filament sécrété à l'extrémité du pied comme chez les Ploïmes joue un grand rôle ; je n'ai pu malheureusement me procurer ce travail. Chez *Conochiloides natans*, forme libre, HLAVA (**1905**) décrit des glandes du pied formées de deux rangées de 3 ou

4 cellules sécrétant un cône gélatineux par lequel l'animal est fixé à sa gaîne; il est probable, comme il l'admet d'ailleurs, que celle-ci est plutôt formée par l'hypoderme du pied. L'aspect est tout à fait analogue à celui d'un jeune *Stephanoceros* qui s'est détaché, comme il arrive parfois : le ciment adhérent au fond de la gaîne entraîne celui-ci et le soulève en cône.

C'est ici le moment de dire un mot de la nature chimique qu'on pourrait attribuer à cette sécrétion gélatineuse si développée chez les Rhizotes, mais existant chez certains Ploïmes et Bdelloïdes. Toujours pour les mêmes raisons, il est difficile de rien préciser. Ses rapports avec la glu des glandes du pied paraissent évidents ; pourtant l'une et l'autre ont des réactions différentes chez *Stephanoceros* et la seconde ne semble jamais prendre le rouge de ruthénium (non plus que la cuticule du corps). Ce qui m'avait conduit à expérimenter ce réactif, c'est la propriété de se gonfler dans le formol qui est commune à cette gaine et aux formations pectiques des végétaux dont il est le colorant spécifique ; il serait imprudent d'en rien conclure, car le rouge de ruthénium colore mal la gaine de *Stephanoceros* (qui prend au contraire le Congo, considéré comme réactif des mucilages cellulosiques), et semble bien colorer les mucus ordinaires. On sait que Schröder (**1901**) a émis l'idée d'une parenté entre les mucus animaux et les pectines végétales dont la composition immédiate n'est pas connue et que Ishii (**1894**) a signalé de la mucine chez des végétaux (*Dioscorea*).

Tout ceci demanderait une étude chimique et microchimique approfondie.

Chapitre IV. — **Les glandes du pied chez les Bdelloïdes et Seisoniens.**

Le pied et ses glandes sont très variables dans l'ordre des Bdelloïdes et Plate, Zelinka et Janson en ont déjà tracé les grandes lignes, ce qui me permettra de ne décrire que la *Callidina socialis* Kellicott qui n'a point encore été figurée à ce point

de vue. Comme dans tout l'ordre, le pied est allongé, tubuleux et télescopable (fig. XI), se terminant le plus souvent en apparence par deux pointes perpendiculaires et dorsalement divergentes qu'on peut prendre pour des orteils et qui sont en réalité des ergots, coexistant chez d'autres formes avec les véritables doigts. On voit assez souvent étalé au delà des ergots l'article un peu moins long qu'eux qui termine en réalité le pied ; mais je n'ai jamais réussi à voir évaginé le petit mamelon criblé de trous en pomme d'arrosoir où viennent s'ouvrir les glandes, comme ZELINKA l'a décrit chez *C. russeola* (**1892**) : il est toujours rétracté dans une cupule ovoïde. Les glandes sont au nombre de cinq paires régulièrement étagées, uninucléées, piriformes et à cols très longs, flexueux, qui s'intriquent dans la moitié inférieure du pied où il est impossible de les suivre séparément, d'autant que les muscles rétracteurs se confondent facilement avec eux. La plupart arrivent au mamelon dont je n'ai pu compter les trous, mais deux au moins s'engagent dans les ergots et s'y comportent absolument comme ceux des orteils des Ploïmes ; ce fait a été indiqué par PLATE (**1886***a*) chez *C. parasitica* Giglioli et par ZELINKA (**1886**) chez *C. russeola* ; d'après JANSON (**1893**) les ergots de *C. socialis* ne sont pas perforés au sommet, ce dont je n'ai pu m'assurer exactement. Enfin entre les deux rangées de glandes près de leur base on aperçoit une petite masse qui semble une glande avortée. Au point de vue cytologique, le produit de sécrétion se distingue

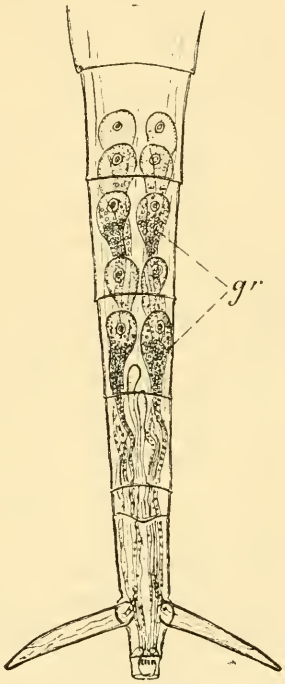


FIG. XI. Pied de *Callidina socialis* Kell. Vue dorsale × 550 env.

déjà sur le vivant sous forme de petits grains assez réfringents (*gr*) qui s'alignent régulièrement dans le col en lui donnant un aspect perlé très caractéristique, et sur les coupes prend le lichtgrün comme d'habitude.

Le nombre des glandes est très variable dans l'ordre d'après les données des auteurs ; elles sont souvent réunies par groupes et beaucoup plus tassées, mais toujours uninucléées. Zelinka figure chez *C. symbiotica* (**1886**) et *C. russeola* (**1892**) une partie impaire, plurinucléée, qui doit correspondre au bulbe des Ploïmes. Chez *Discopus* (**1888**) il existe une véritable capsule à parois musculaires, formée sans doute par un diaphragme comme dans *Rattulus*, que traversent les conduits glandulaires en y décrivant des circonvolutions. Les orteils ne sont pas moins variables ; dans le cas étudié, il n'y en a pas; Delage et Hérouard considèrent l'article terminal comme un orteil impair, fort à tort puisque chez d'autres Callidines et dans le g. *Rotifer*, il porte trois orteils, quatre dans le g. *Philodina* (voir les figures de Murray, **1905** et **1906**) ; ce sont d'ailleurs, sauf dans quelques *Rotifer*, de simples divisions de l'extrémité recevant chacune plusieurs glandes et beaucoup moins différenciées que les orteils des Ploïmes. Chez d'autres formes au contraire, l'extrémité du pied s'excave en ventouse, ébauchée chez *C. magna* (Zelinka **1892**), très différenciée chez *Discopus* (**1888**). Les ergots sont comparables aux orteils puisqu'ils peuvent recevoir, exceptionnellement d'ailleurs, des glandes, peut-être homologues des glandes accessoires des Ploïmes, mais doivent en être soigneusement distingués, n'étant jamais terminaux.

Une question très intéressante que je n'ai pu même effleurer est celle de la sécrétion d'une enveloppe gélatineuse par certains Bdelloïdes. On sait depuis Davis (**1873**) que la résistance au dessèchement est due à la sécrétion d'un semblable kyste. Janson (**1893**) a confirmé le fait et l'a vu formé d'une gelée jaune qui se dissolvait en réhumectant l'animal ; or, il a remarqué chez toutes les formes muscicoles, enchâssées dans la peau du segment moyen, des granulations colorées. Souvent

elles sont surmontées de petites verrues, traversées par un fin canal dans *C. scarlatina ;* la cuticule est chez d'autres striée perpendiculairement. En un mot c'est une disposition tout à fait analogue à celle de *Notommata copeus*, quoique plus différenciée. J'ai moi-même vu chez *Rotifer elongatus* Weber la peau du segment moyen criblée de granulations auxquelles le neutralrot donne une teinte absolument violette, ce qui semble l'indice d'une forte acidité.

Chez les Seisoniens le pied rappelle beaucoup celui des Bdelloïdes, mais il n'existe jamais d'orteils ni d'ergots. Le type des Callidines sans orteil ni ventouses que nous venons de décrire est représenté par le *Paraseison asplanchnus* observé par Plate (**1887**) dont les glandes peu nombreuses (6 ou 8) s'ouvrent directement sur un petit mamelon qui termine le corps. Dans les *Seison*, spécialement *S. annulatus* que j'ai observé après Claus (**1876**), la disposition rappelle plutôt celle de *Discopus* (fig. IV, p. 38) : une ventouse terminale bien distincte, arrondie, dont le fond porte les orifices d'une douzaine de glandes piriformes (*gp*) tout à fait semblables à celles que nous venons de voir ; elles sont de taille très inégale, enchevêtrées, et il est fort difficile de les compter ; leur col très allongé prend le lichtgrün avec élection (il semble même y avoir dans certaines un réservoir creux, renflé). Un détail curieux est la présence ventralement, sur l'article terminal, d'un petit orifice où une glande beaucoup plus petite que les autres (gp^1) aboutit dans un léger renflement. A-t-elle une fonction ou une sécrétion particulière, je ne puis le dire, mais cette disposition rappelle avec d'autres rapports les glandes accessoires. Chez *Paraseison*, Plate indique à la même place une petite vésicule où il n'a pas vu aboutir de glande.

Il est inutile de résumer longuement l'évolution des glandes du pied dans la série des Rotifères : on voit aisément que la sécrétion mucilagineuse, d'abord diffuse sur toute la partie inférieure, sinon sur tout le tronc, où elle subsiste occasionnelle-

ment pour former un fourreau protecteur, surtout chez les Rhizotes, s'est peu à peu localisée à l'extrémité du corps. Ces glandes plus ou moins nombreuses dans les Bdelloïdes et Seisoniens, se réduisent à deux en même temps que les orteils et se différencient dans les Ploïmes, où des glandes annexes rudimentaires signalées ici pour la première fois rappellent encore la pluralité primitive.

B. — LA COURONNE ET L'APPAREIL RETRO-CEREBRAL

Chapitre V. — La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp.

J'ai publié en **1907** (*a* et *d*) deux descriptions qui renferment tout ce qui est actuellement connu de l'organisation de cette forme. Je reprends actuellement celle de l'extrémité céphalique pour insister surtout sur les rapports et les caractères histologiques (fig. 1 et 2, pl. I). L'appareil rotateur peut, comme on l'a vu, être décomposé en trois parties : la plaque buccale *pl*, très étendue et triangulaire, la ceinture circumapicale *ca* et les oreillettes or invaginables qui les relient l'une à l'autre (il n'existe point de cils courts entre les deux).

Au centre du tout se trouve le sommet morphologique de la tête protégé par le court repli cuticulaire (*cr*) que nous avons décrit ; la structure de celui-ci est semblable à celle du tégument du reste du corps, avec cuticule un peu plus épaisse. Mais son hypoderme se renfle en une cellule (voir la note p. 106) piriforme, qui sous-tend toute la partie dorsale du capuchon et plonge à l'intérieur. A la ceinture circumapicale appartient toute une rangée de semblables renflements (c_1), que l'on aperçoit sur une vue dorsale : une centrale et deux ou trois de chaque côté de taille décroissante. Si l'on étudie sur les coupes leurs rapports avec la surface ciliée (fig. 33 pl. IV) on s'aperçoit que celle-ci est doublée partout d'une mince couche de proto-

plasma, que surmonte un plateau colorable au lichtgrün, et où sont insérés régulièrement les cils sans la moindre trace de racines qui ne sauraient d'ailleurs où se loger. Sur une étendue très restreinte la couche en question, qui ne renferme aucun noyau ni inclusion, se renfle en l'une des cellules déjà mentionnées laquelle renferme plusieurs noyaux assez petits mais à gros karyosomes. Son protoplasma n'est pas partout semblable : homogène, avec une tendance marquée à se vacuoliser dès que l'animal souffre, peut-être même normalement, dans l'extrémité libre, il devient granuleux dans la partie qui touche les autres et renferme parfois des mouchetures pigmentaires jaunâtres visibles sur le vivant.

Du côté ventral, la même disposition se retrouve encore plus nettement : toute la surface ciliée (*pl*) a le même caractère d'être portée par une couche protoplasmique très mince, homogène, et avec plateau. Latéralement et sur la ligne médiane, se trouvent les corps cellulaires régulièrement disposés. Au-dessus de la bouche (fig. 20 pl. III) existe une masse médiane assez compacte traversée par de nombreuses fibres musculaires et formée de petites cellules anguleuses ou fusiformes, à très petits noyaux, enchevêtrées et se confondant ventralement avec la nappe protoplasmique. En dessous au contraire un simple bourrelet médian nucléé qui à mesure qu'on s'approche de l'extrémité de la lèvre prédomine de plus en plus sur les cellules latérales reliées à l'hypoderme par des pédoncules assez allongés (cette disposition est encore exagérée chez *Notommata copeus* fig. 100, pl. VIII, où les cellules latérales sont rejetées très en arrière par le développement du mastax). Enfin dans les oreillettes (fig. 1) la touffe de cils distale montre nettement la même disposition; elle est portée sur une couche protoplasmique plus épaisse que la couche sous-cuticulaire adjacente et dont la face tournée vers la cavité présente un aspect dentelé bien visible sur le vivant et très caractéristique de ces hypodermes ciliés ; le renflement est constitué par une masse allongée et cylindrique (c_2) renfermant des

vacuoles et plusieurs noyaux, qui a un beaucoup plus grand développement qu'ailleurs en proportion de la surface qu'il régit, en rapport sans doute avec la plus grande taille des cils; mais ceux-ci n'ont toujours aucune racine à son intérieur. Dans la touffe proximale la disposition est la même, mais le renflement beaucoup plus petit et plus difficile à voir.

Nous avons donc ce caractère très curieux de cils portés par une couche de cytoplasme presqu'aussi mince que celle qui double la cuticule inerte, expansion d'une masse parfois assez distincte qui renferme les noyaux et paraît le siège des phénomènes métaboliques nécessités par le mouvement ; caractère que nous retrouverons pour toutes les ciliations courtes et serrées des Rotifères et qu'on ne peut bien rapprocher que de l'épithélium du pharynx des Triclades décrit par JANDER (**1897**), que celui-ci envisage comme le premier stade de la dissociation de l'ectoderme chez les Trématodes et Cestodes ; il est tout à fait analogue, à part la présence de limites cellulaires (1).

La masse céphalique qui apparaît à un faible grossissement comme un tout confus, très difficile à débrouiller même avec l'aide des coupes, renferme encore trois cellules dorsales de grande taille (*c*) qui, contrairement à ce qu'on croit voir sur l'animal entier, n'ont aucun rapport avec l'ectoderme dorsal, mais envoient en avant un prolongement se mêler au complexe cellulaire ventral (fig. 20, pl. III).

L'appareil rétro-cérébral forme la plus grande partie de la masse des organes céphaliques telle qu'on l'aperçoit sur une vue dorsale et masque entièrement le véritable cerveau dont

(1) Tout récemment KOROTNEFF (**1908**) conteste au revêtement du pharynx des Triclades le caractère épithélial; que son origine soit non ectodermique, mais mésenchymateuse, comme il semble l'avoir prouvé, que les noyaux superficiels aient disparu au cours du développement, et que les prolongements cellulaires profonds soient différenciés en glandes, cela n'infirme pas la comparaison purement morphologique avec *Notommata* et ne rend même pas impropre le terme également morphologique d'épithélium appliqué aux Triclades. Il est, du reste, étrange de dire comme KOROTNEFF d'une couche protoplasmique qui porte des cils actifs et différencie des fibrilles musculaires que « le noyau disparaît quand le protoplasma prend un caractère exclusivement plastique et n'a plus aucune activité propre ».

on n'arrive à distinguer sur l'animal entier que le bord inférieur grâce à la présence de l'œil *œ* qui consiste en une cupule de pigment rouge, finement granuleux, appliqué sur celui-ci. Ceci explique jusqu'à un certain point l'erreur des vieux auteurs le prenant, malgré sa structure si particulière, pour le cerveau lui-même. Il comprend trois lobes qui sont le *sac rétro-cérébral* (*s*) proprement dit et les deux lobes de la *glande sub-cérébrale* (*gs*). Le premier est exactement piriforme ; sa panse s'étend en bas presque jusqu'au niveau des glandes gastriques ; son col se moule exactement quand on l'aperçoit de profil sur le cerveau (fig. 2), l'œil marquant avec précision le point où il s'en sépare en bas. Sur l'animal entier et sans coloration vitale, il paraît se perdre dans la masse céphalique au niveau du tentacule nucal et on ne peut préciser sa terminaison supérieure. Il est absolument rempli de vacuoles sphériques pressées les unes contre les autres comme les bulles dans une mousse de savon, de taille très inégale et sans aucun ordre. Pour en voir davantage il faut placer l'animal dans une solution étendue de neutralrot ou de brillantkresyblau où il colore lentement le contenu de son sac. Je n'entre pas ici dans la critique des aspects observés qui sera faite à propos d'*Euchlanis ;* la coloration n'est jamais, sauf au bout des conduits, homogène comme elle est représentée dans les figures des planches I et II où elle ne sert qu'à mettre le sac conventionnellement en évidence, et se présente sous forme de boules, parfois de corps bacillaires ou spirillaires dont nous verrons l'origine, très foncées, incluses dans les vacuoles. On découvre ainsi la bifurcation antérieure du col à partir de laquelle les deux conduits *co*, dont les contours ne sont plus nets, s'enfoncent dans la profondeur en divergeant légèrement, passent sous les cellules de la bande circumapicale, puis se rapprochent et débouchent au fond de la petite dépression que recouvre le crochet cuticulaire.

La paroi du sac est très mince et paraît d'abord absolument anhiste ; mais dans la partie inférieure surtout on voit, plus

ou moins développée suivant les individus, une mince couche de protoplasma qui la double et fait saillie entre les vacuoles périphériques ; dans ces saillies on distingue par place de petits noyaux ronds à karyosome et des vacuoles qui sont le premier état des bulles du contenu, car les plus développées soulèvent le protoplasma pour faire hernie dans la cavité et ne peuvent se distinguer des plus petites vésicules tangentes à la paroi. Au niveau du col du sac, sur ses parties latérales et ventrales seulement, la couche protoplasmique devient beaucoup plus épaisse et se charge d'inclusions toutes particulières. On aperçoit en effet au plus faible grossissement, accolée à l'œil qu'elle double et d'un volume deux ou trois fois plus grand que le sien, une masse absolument noire par lumière transmise, blanchâtre par lumière réfléchie : c'est l'amas des corpuscules bactéroïdes connus dès longtemps chez les Notommatidés sous le nom tout à fait injustifié de « granulations calcaires ».

Cet amas est absolument compact dans sa partie médiane et supérieure qui double l'œil, séparé de lui par un contour net et régulier. En bas et sur les côtés au contraire, ils s'égrènent et leur densité diminue régulièrement, si bien qu'on peut constater qu'ils sont logés en majeure partie dans l'épaississement du protoplasma pariétal. Ils s'égrènent donc dans celui-ci jusque vers le fond du sac, dans la paroi duquel on en trouve quelques-uns isolés, mais en même temps dans son intérieur, entre les vacuoles (jamais dans celles-ci sur l'animal en bon état) dont ils dessinent le contour au voisinage immédiat de l'amas principal. On comprend immédiatement, d'après ce que nous avons dit de l'origine des vacuoles, comment les bactéroïdes formés dans le protoplasma se trouvent pincés entr'elles lors de leur croissance et entraînés dans la couche intervacuolaire qui est, théoriquement du moins, en continuité avec le protoplasma des parois. Enfin, sur l'animal normal, il ne semble pas y avoir jamais de ces corps au-dessus de l'œil ; son bord inférieur, qui est le supérieur de l'amas principal, leur forme une limite parfaitement nette bien que rien, semble-t-il, ne s'op-

pose à leur entraînement plus haut lors de la sécrétion des vacuoles. On rencontre parfois avec eux à ce niveau quelques grains minuscules du pigment rouge de l'œil qui se trouvent non seulement à la surface du cerveau mais franchement à l'intérieur du sac.

Isolés par écrasement (fig. 3), les corpuscules se présentent sous forme de petits grains plus ou moins arrondis de 0,5 à 1 μ de diamètre, très fréquemment géminés ce qui les fait paraître en bâtonnet à un examen superficiel. Ils n'ont jamais même une ébauche de forme cristalline. Leur très forte réfringence, qui les fait paraître absolument noirs en lumière transmise, sauf avec les grossissements les plus élevés, est caractéristique. Complètement isolés du protoplasma, ils sont animés de mouvements browniens qu'on observe parfois à l'intérieur du sac chez des animaux en mauvais état où les vacuoles ont crevé, mélangeant les bactéroïdes à leur contenu semi-fluide. Depuis Ehrenberg qui constata leur solubilité dans les acides, tous les auteurs les ont docilement qualifiés de « calcaires ». Il eût suffi pourtant des plus simples réactions pour montrer que c'était une erreur grossière ; je les ai faites sur notre espèce et la *N. aurita* (Müller).

En effet les grains se dissolvent avec la plus grande facilité dans les acides forts : instantanément dans l'acide chlorhydrique à 1 p. 100, 1 p. 1.000, en quelques secondes à 1 p. 10.000 (à condition que l'animal ait été écrasé pour les mettre en contact direct avec le liquide ; s'ils restent inclus dans le protoplasma, l'action est bien entendu beaucoup plus lente). L'acide acétique les dissout beaucoup moins bien : même à 1 p. 100 son action n'est pas tout à fait instantanée et dure un quart d'heure à 1 p. 1.000. Même avec les dissolutions les plus rapides on n'observe jamais formation de bulles ni, avec l'acide sulfufurique dans la plus faible quantité d'eau possible, de cristaux de sulfate de chaux. De plus la solubilité est au moins aussi grande dans les alcalis : la potasse les dissout instantanément à 1 p. 100, 1 p. 1.000, plus difficilement à 1 p. 10.000 où elle

n'attaque plus le protoplasma. Ils sont assez solubles dans l'eau pure : sur l'animal écrasé entre lame et lamelle dans l'eau distillée ils disparaissent en 24 heures, diminuant régulièrement de taille et de réfringence. L'acide osmique, le formol, n'empêchent aucunement cette action, d'où l'impossibilité de les conserver dans la méthode de Rousselet ; ils se conservent en présence d'une solution saturée de sublimé, mais, si on la remplace par l'eau pure, se dissolvent comme avant. L'alcool même les dissout à la longue. Enfin la solution iodo-iodurée ne leur communique aucune coloration, mais les dissout en quelques minutes, et dissout aussi le pigment de l'œil.

Tous ces faits sont en faveur d'une substance organique de molécule assez peu complexe : le phosphate de calcium, auquel Schewiakoff (**1894**) a rapporté les grains assez analogues à première vue des Infusoires, est exclus par la solubilité plus grande dans l'eau et l'alcool, et l'absence de précipité par SO^4H^2, les albuminoïdes par l'absence de coagulation durable. Est-ce un corps ternaire ou quaternaire, il est difficile de le dire dans l'état actuel de la microchimie. Par comparaison avec ce que nous trouverons dans l'intestin, il me paraît assez vraisemblable qu'on se trouve en présence de quelque produit de désassimilation azoté, acide amidé probablement, comme on en voit souvent sous forme figurée chez les Invertébrés.

Les deux lobes latéraux de l'appareil rétro-cérébral sont bien différents du médian, étant constitués par deux boudins (fig. 1 et 2 *gs*), terminés en pointe en bas et un peu plus courts que celui-ci, formés d'un protoplasma clair, transparent, homogène, sans membrane visible, parsemé de nombreux noyaux de taille relativement grande et à karyosome très développé. Pas trace d'inclusions opaques dans cette espèce ; des vacuoles colorables vitalement, là comme ailleurs, quand l'animal a souffert. Sur l'animal entier on voit ces formations s'insérer sur le cerveau de part et d'autre de l'œil, si bien qu'elles paraissent se continuer avec lui ; elles semblent à peine différentes des grosses cellules qui les surmontent immédiatement et les coupes seules

décèlent leur véritable nature que je n'avais pas encore reconnue dans ma première note sur l'appareil rétro-cérébral (**1905***c*).

Si nous examinons une série de coupes progressant de bas en haut, nous constatons sur celles qui intéressent le milieu du sac (pl. III, fig. 17) la disposition vacuolaire déjà vue sur le vivant; les contours des vacuoles sont habituellement colorés en vert par le lichtgrün et leur contenu, d'une façon homogène, en vert beaucoup plus pâle ; mais souvent s'y répandent des précipités granuleux faisant corps avec la paroi de la bulle et se colorant comme elle. Tout autour la mince couche de protoplasma coloré par l'éosine, et où les plus petites vacuoles qui s'y trouvent encore incluses prennent le vert avec intensité. La coupe des lobes latéraux présente aussi de petites mouchetures vertes ; plus haut (fig. 18) celles-ci grandissent et confluent et l'on constate, au niveau de l'œil, une véritable flaque d'un produit de sécrétion coloré en vert intense qui rappelle le mucus par cette réaction (voir Prenant **1905**) et par sa disposition dans la cellule, mais n'est pas métachromatique au bleu Unna ; de fins trabécules protoplasmiques traversent encore sa masse et indiquent qu'elle provient de gouttelettes confluentes. Le sac n'a plus à ce niveau qu'une paroi mince, anhiste, prenant le vert comme celle des vacuoles. Un peu plus haut (fig. 19) il repose directement sur le cerveau sous-jacent et l'on voit entr'eux sur la ligne médiane deux taches accolées d'un vert plus intense et homogène (*cg*), section de deux longs tractus qui prolongent les glandes sub-cérébrales et leur forment une sorte de canal sans paroi propre (ce qu'Enslin **1906** qualifie très exactement dans les glandes du pharynx de *Dendrocœlum* de «Schleimstrasse»; certaines glandes des Néoméniens ont aussi une disposition analogue). Au point de bifurcation, quand les deux branches, conservant le même aspect, s'infléchissent et passent entre les trois grosses cellules décrites plus haut (fig. 20), les deux tractus se bifurquent aussi mais passent en dedans d'eux pour se terminer, toujours accolés à eux, un peu dorsalement.

Je ne dis rien ici de la physiologie de l'organe qui concorde essentiellement avec celle que nous allons voir dans *Euchlanis*. J'ai vu là aussi la sortie du produit de sécrétion de la fossette apicale sous forme de boules colorées vitalement et se décolorant rapidement. Par moment un ratatinement brusque du sac indique la présence d'une musculature constrictrice, moins développée que chez *Euchlanis*, que je n'ai pu retrouver sur les coupes mais que j'ai aperçue sur le vivant sous forme de fibres annulaires dont la section est visible à la limite du protoplasma. Signalons aussi au point de vue histologique l'inversion fréquente de la coloration, le produit de la glande et le réseau du sac devenant basophiles (fig. 33, pl. IV) sur laquelle nous reviendrons.

Chapitre VI. — La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Euchlanis dilatata* Ehrenberg.

J'ai décrit en détail (**1907***a*), la disposition des cils dans l'organe rotateur de cette forme; la figure de Plate (**1886***b*) seule auparavant donnait des indications sommaires sur les rapports du sac rétro-cérébral et des cellules de la couronne, mais le premier a été mentionné jusqu'ici par tous les auteurs et plus ou moins exactement décrit; pris pour le cerveau lui-même par Ehrenberg (**1838**) et Hudson (**1872**), il en a été distingué par Leydig (**1854**), qui le décrit à tort comme revêtu d'un épithélium continu, mais soupçonne qu'il s'ouvre au bord supérieur de la tête et reconnaît déjà la striation, indice de son enveloppe musculaire, et Cohn (**1858**) qui le rapproche de la « bourse à calcaire » des *Notommata*. Hudson découvre les papilles antérieures, dont il fait des organes tactiles. Eckstein (**1883**), comme lui, les reconnaît ouvertes au dehors, ce que nie Plate qui contredit leur communication avec le sac, pourtant aisée à voir sans coloration.

L'appareil rotateur (fig. 4 et 5, pl. I) comprend autour du

champ apical deux arcs ciliés dorsaux *ca*, contigus, deux arcs latéraux placés plus bas *or*, et la plaque buccale *pl* où nous avons décrit la disposition assez compliquée des cils. Sous chacun des premiers sont deux cellules en dé à coudre (c_1), un peu rétrécies supérieurement, qui se superposent sur une vue dorsale ; la postérieure seule est en rapport avec eux. Leur protoplasma est un peu granuleux dans sa partie supérieure, sous l'insertion des cils qui ont des racines bien développées comme nous les étudierons en détail chez *Hydatina*. Les plus rapprochés de la ligne médiane ne sont pas portés par le renflement cellulaire, mais par l'hypoderme très mince, dernier vestige de la ciliation si spéciale des *Notommata*. Un espace nu, où se trouve simplement l'insertion des muscles rétracteurs, les sépare des arcs latéraux, véritables oreillettes homologues de celles de ce genre, bien que non rétractiles. Les cils, très longs et très épais, mais non composés, s'insèrent sur une grande cellule demi-circulaire et aplatie (c_2) qui se cintre en suivant les contours latéraux de la tête et dont la concavité en renferme trois ou quatre autres, piriformes, dont l'insertion sur l'hypoderme est tangente à la sienne ; une fibre musculaire aboutit en ce point. Elle est aussi granuleuse dans sa partie supérieure, et son protoplasma se vacuolise avec la plus grande facilité. La plaque buccale est doublée comme chez *Notommata* d'un fouillis de petites cellules irrégulières, traversées par des fibres musculaires ; beaucoup ont des noyaux à chromatine éparpillée, sans karyosome net. Des cellules plus hautes (c_3) se trouvent sous les arcs ciliaires latéro-inférieurs, les rangées différenciées des bords et les touffes régulières du bord supérieur : leurs cils, ce qu'on voit difficilement sur le vivant, sont de véritables membranelles ; on les reconnaît sur les coupes comme formés chacun d'un pinceau de cils élémentaires accolés et continués dans la profondeur par un cône de racine ; mais le tout est moins différencié que chez l'Hydatine, où seront étudiés tous ces détails cytologiques.

Le sac rétro-cérébral (*s*) est aussi développé que chez *Notom-*

mata ; moins long, il est plus large et plus renflé, étant élargi graduellement à partir du fond, puis rétréci brusquement en un goulot qui semble venir buter à la cuticule au niveau des arcs ciliaires supérieurs, mais émet ventralement deux conduits très courts aboutissant aux papilles apicales. Il est enserré, de même que chez *Notommata*, par les deux nerfs du tentacule nucal (*t*). Vu de profil, le sac paraît un peu comprimé, mais envoie un cul-de-sac ventral qui s'insinue entre le mastax et le cerveau (*g*), auquel il est étroitement accolé, dans la direction de l'œil, qu'il n'atteint toutefois pas, à l'inverse de ce qui se passe chez *Notommata* (l'œil *œ* est placé presqu'au contact du mastax en avant du cerveau auquel le relie un court tractus nerveux). Les papilles qui prolongent les conduits émergent très obliquement de la cuticule apicale, de façon que leur extrémité regarde en avant et non en haut. Leur paroi est mince, mais la troncature de l'extrémité porte trois renflements caractéristiques, l'un supéro-externe, les deux autres inférieurs, entre lesquels une partie très amincie où se trouve l'orifice, virtuel et difficile à voir en temps ordinaire, mais bien net sur certaines coupes. Celui-ci, reconnu par Hudson qui crut à tort y voir saillir un tentacule, fut nié par Plate qui vit dans l'apparition de boules hyalines à ce niveau le résultat d'une compression exagérée qui crève cette mince cuticule : je me suis assuré que c'est un processus normal qui se passe sur l'animal nullement endommagé et n'est autre que l'expulsion de la sécrétion du sac.

Le fond de celui-ci est occupé par un coussinet protoplasmique d'épaisseur assez forte, mais très variable suivant les individus, leur âge (il est beaucoup plus développé chez le jeune au sortir de l'œuf) et les circonstances. Il est nettement double, étant encoché à son bord inférieur par une incisure médiane, vestige comme la parité des conduits d'une duplicité primitive de l'organe. Les noyaux, toujours avec les mêmes caractères, sont au nombre de 3 ou 4 dans chaque moitié, disposés sur un seul rang et aplatis dans le sens vertical. Au bord

supérieur le protoplasma se creuse de vacuoles et de cavités de plus en plus développées qui arrivent à confluer pour former le contenu très régulièrement aréolaire du sac : les aréoles y sont polyédriques par pression réciproque au lieu d'être arrondies et un peu indépendantes comme chez *Notommata ;* il en résulte qu'il n'existe entr'elles aucun de ces espaces où se trouvaient les grains bactéroïdes. Seulement dans la partie inférieure, où elles touchent encore au protoplasma, les parois qui les séparent dans le premier ou les deux premiers rangs sont plus épaisses et se montrent sur les coupes assez fortement basophiles (fig. 65, pl. VI), tandis que le reste l'est fort peu et prend d'habitude le lichtgrün.

Mais pour se rendre compte de la façon dont se forme la sécrétion, il est nécessaire d'employer la coloration vitale : alors chacune des vacuoles encore à moitié enfoncées dans le protoplasma apparaît (fig. 48, pl. V) comme l'aboutissant d'une file de grains colorés en rouge carminé par le neutralrot, en bleu violacé par le brillantkresylblau, prenant leur origine tout à fait au fond et croissant assez régulièrement jusqu'à la vacuole qui représente le dernier d'entr'eux gonflé et hydraté. Enfin, en faisant varier la mise au point, on constate que ces files ne sont pas également réparties dans toute l'épaisseur du coussinet plasmatique, mais tournent pour ainsi dire autour de lui dans le sens horizontal, laissant au centre une partie qui n'en renferme pas et où sont les noyaux, de sorte que sur une vue postérieure on aperçoit de ces files de grains superposées toujours une rangée ventrale et une dorsale.

La paroi du sac présente des particularités intéressantes : elle est très mince, moins toutefois que chez *N. pseudocerberus* en même temps que plus régulière, vu l'absence du protoplasma glandulaire, localisé dans le fond. Elle a le caractère d'une enveloppe musculaire servant à l'expulsion de la sécrétion. *In vivo*, on constate aisément sa contractilité, qui ramène le sac par moments à l'état de bourse chiffonnée et plissée d'un volume beaucoup plus petit (fig. 49). Elle est en effet striée transversa-

lement de façon tout à fait régulière : il est étrange que cette striation, reconnue par LEYDIG dès **1854**, ait été mise en doute par les auteurs récents, PLATE (**1886**) et WEBER (**1898**) ; elle est parfaitement nette quand le sac n'est pas trop distendu et saute aux yeux quand il est un peu revenu sur lui-même et que la paroi se plisse. Sur les coupes, de même, elle n'est bien évidente que dans ce cas (fig. 65, pl.VI, *em*), la paroi distendue ayant une minceur extrême et paraissant tout à fait anhiste. Il n'est point facile de la décomposer en fibrilles ; il y a bien des stries longitudinales mais à peine indiquées et pas toujours visibles; au contraire la striation transversale est très nette et semble d'un type assez compliqué, quoique pas très régulier.

Elle se continue au niveau du coussinet protoplasmique et le double jusque dans l'incisure médiane. Elle est même plus épaisse et moins régulière à ce niveau, où elle est formée d'un protoplasma indifférencié, plus clair que le protoplasma sécréteur, où sont noyés les éléments musculaires qui d'ailleurs pénètrent et s'éparpillent dans ce dernier jusqu'au voisinage des noyaux, vaguement ordonnés en files qui sont les fibrilles (fig. 65, *fm*). Il est donc manifeste que ladite enveloppe musculaire n'est qu'une différenciation de la couche protoplasmique qui revêtait encore le sac entier des *Notommata* et n'a gardé son caractère sécréteur qu'au niveau du coussinet. Je n'ai pu m'assurer de façon indiscutable de la présence de noyaux propres dans son épaisseur chez *E. dilatata;* chez *E. piriformis* Gosse, par contre, j'en ai observé de très nets, toujours plus petits, surtout le karyosome, que ceux de la partie sécrétrice, et très peu nombreux.

La glande sub-cérébrale est beaucoup moins développée que chez *Notommata pseudocerberus*, bien qu'elle atteigne encore le volume du cerveau lui-même. Elle est presqu'invisible sur l'animal entier, étant à peu près recouverte par le sac (1). C'est

(1) COHN (**1858**) dit avoir observé le sac bordé de deux grands appendices sacciformes granuleux qui lui donnent l'aspect de celui de *Notommata copeus*, et qui sont certainement une glande sub-cérébrale bien développée. Y a-t-il là une variété ou même une espèce différente ? Je n'ai

une masse impaire ou légèrement bifide sous-jacente au cerveau, mais dont les caractères histologiques et la sécrétion sont exactement les mêmes que dans l'exemple précédent. Il en est de même pour le trajet du conduit qui accompagne ventralement le sac, ayant avec lui les mêmes étroits rapports et se bifurque également pour suivre ses deux branches, mais les contourne pour aller s'ouvrir à la base, en arrière et un peu en dehors, des papilles ; il est impossible de reconnaître son orifice sur le vivant. Il est encore plus éloigné de celui des papilles chez *E. piriformis* Gosse comme le montre la coupe sagittale fig. 21, pl. III.

Il nous resterait à présent à entreprendre l'étude dynamique de la sécrétion dans le sac rétro-cérébral, à retracer ses différentes phases et découvrir ses conditions déterminantes, seul moyen d'élucider sa physiologie. Je n'ai pu malheureusement qu'ébaucher cette étude, qui n'est point commode car on ne peut faire travailler la glande à volonté comme l'épithélium digestif. Elle se réduira à quelques faits d'observation. Les aspects et la colorabilité des différentes parties varient d'une façon extrême entre deux animaux et dans le même à deux moments. Un des états dans lesquels se présente le plus fréquemment le sac d'un individu d'*Euchlanis* en bon état est la distension maxima représentée dans la fig. 47, pl. V : le sac est gonflé, la paroi amincie et distendue, le coussinet du fond très mince lui aussi. Le plus souvent dans ce cas il n'y a de coloré qu'une couche de vacuoles, celle qui est encore au contact du protoplasma : la teinte rouge carminée s'y présente en général sous forme de petits grains qui la remplissent, rarement de gros blocs. Ni le contenu du sac, ni les grains de sécrétion encore inclus dans le protoplasma, sans doute peu développés à ce stade, ne se colorent.

La contraction du sac et l'expulsion de son contenu se font à coup sûr de temps en temps dans les conditions normales,

observé cela chez aucune des espèces (*E. dilatata, hyalina, triquetra, deflexa, piriformis, oropha* et *lyra*), qu'il m'a été donné de rencontrer.

puisqu'on trouve des individus contractés dans la nature, mais j'ignore absolument si elle obéit à un rythme quelconque ou à des déterminants spéciaux ; ce qui est certain, c'est qu'une vive excitation de l'animal, une pression sur le couvre-objet, un excès d'anesthésique ou de colorant a généralement — pas toujours — l'effet de la produire. Le sac prend alors l'aspect de la fig. 49 : rétréci, ratatiné dans toutes ses dimensions, mais surtout en largeur, moins en bas où le coussinet soutient la paroi épaissie et nettement striée. Les grains rouges ont abandonné le contact du protoplasma pour envahir sans ordre toute la cavité; les plus avancés s'engagent dans les canaux qu'ils mettent en évidence et arrivent dans les papilles, puis s'échappent par leur orifice : on voit alors dans l'eau de petites vésicules rondes, correspondant chacune à une vacuole du contenu, qui n'y disparaissent qu'à la longue ; mais celles qui sont colorées perdent rapidement leur teinte et on aperçoit des figures d'hydratation, des grains rouges se transformant en bulles à centre clair qui va s'élargissant, très comparables à celles que Pacaut et Vigier (**1906**) ont vues par d'autres techniques dans certains grains des glandes salivaires de l'Escargot et reproduites expérimentalement.

Un troisième état est celui où le sac se présente modérément gonflé et où dans son coussinet glandulaire on distingue nettement les files de grains irréguliers, bien colorés, en voie de sécrétion que nous avons déjà décrites (fig. 48), ce qui arrive en général toutes les fois que ce coussinet présente une certaine épaisseur (comme chez les animaux jeunes), mais pas toujours. Alors la coloration s'arrête en haut à la première couche de vacuoles qui présente un aspect différent de celui des grains compacts, inclus dans le cytoplasme, un aspect d'hydratation analogue à celui que nous venons de décrire : formation d'une bulle à écorce colorée ou résolution en fins granules, ce qui se comprend de soi-même puisque la vacuole est évidemment formée par le gonflement du grain arrivé dans la cavité. Mais de plus, dans les sacs à cet état, on distingue en général au milieu de l'organe

une coloration rose diffuse, estompée, appartenant en propre aux vacuoles, et au milieu d'elles, des formations bizarres qui sont rarement des grains, plus souvent des bâtonnets, des anneaux, de véritables spirales qu'on pourrait prendre pour des spirilles, colorés en rouge très foncé, qui tout à fait invisibles sans coloration, paraissent naître sous les yeux en quelques minutes quand l'animal subit l'action du colorant et se modifient, se déforment, avec une grande rapidité. Il est aisé de comprendre par la comparaison avec le stade antérieurement décrit ce que signifient ces formations : ce sont les restes d'une génération antérieure de grains colorés détachés par la précédente contraction, qui ont été séparés du fond par une nouvelle sécrétion incolore (pourquoi incolore ? c'est ce que nous ne pouvons dire), et ces éléments figurés bizarres ne sont pas autre chose que le résultat d'une hydratation très lente des grains qui a laissé subsister des parties plus résistantes (ou plus colorables) à sa périphérie : anneaux qui s'ouvrent ensuite ou s'enroulent en spirales, etc. Il y a toutes les transitions entr'eux et le grain simple se transformant en bulle par gonflement et décoloration centrale, ou souvent excentrique. Mentionnons encore que dans des cas assez rares le contenu du sac apparaît coloré en bloc de façon homogène, mais d'une teinte rouge brique tirant sur l'orangé tandis que la couche de vacuoles du fond reste nettement carminée : il y a donc un virage de l'acidité à l'alcalinité. Et dans des cas encore plus exceptionnels, rien du tout ne se colore dans le sac tandis que le reste de l'organisme, et d'autres animaux dans la même solution, se colorent normalement.

On s'attendrait sur les coupes à retrouver ces phénomènes de formation et d'hydratation de grains ; il n'en est rien. Les vacuoles apparaissent dessinées par un réseau bien conservé, nettement coloré par le lichtgrün ; mais leur contenu à tous les niveaux est incolore ou très légèrement coloré par celui-ci, surtout au centre de chacune (fig. 21, pl. III). Au point de vue morphologique, l'aspect est assez celui d'une cellule de Paneth des

glandes de Lieberkühn (voir NICOLAS **1891**). Avec le bleu Unna, on obtient une très faible coloration rose violacée, indice de métachromasie, sur le contenu, non sur le réseau qui paraît semblable, comme chez *Notommata*, à la sécrétion de la glande sub-cérébrale. Quant aux grains inclus dans le cytoplasma, ils se présentent sous l'aspect de vacuoles un peu plus colorées en vert, surtout à la périphérie. Pas trace des blocs colorables et de leurs transformations variées : il semble qu'ils ne soient que de légères modifications de la substance muqueuse au cours de son évolution, que la coloration vitale décèle, mais qui ne retentissent pas sur la constitution chimique et la colorabilité *post mortem*. Pas de différences, sauf les changements de proportions, entre les divers stades de distension et de sécrétion que nous avons reconnus. Chez quelques animaux, sans qu'on voie bien pourquoi, la coloration verte est plus intense et gagne le contenu des vacuoles qui deviennent indistinctes.

Une autre apparence très curieuse et assez fréquente est l'inversion des affinités chromatiques du tout : ce qui prenait le lichtgrün, conduit de la glande et réseau, voire contenu, du sac, se montre au contraire intensément basophile, prend l'hématoxyline au fer assez mal, mais la safranine avec une très grande intensité et l'on a en rouge tout ce qu'on avait d'habitude en vert : j'ai figuré planche IV, fig. 32, ce phénomène dans *Notommata pseudocerberus*. Les autres organes gardent leurs affinités chromatiques normales bien qu'on observe souvent aussi une safranophilie assez accentuée dans d'autres. Je n'ai pu m'assurer que ce phénomène fut lié à un stade quelconque de la sécrétion et je croirais beaucoup plutôt que c'est une modification de mordançage, comme on en observe souvent en teinture (la safranine peut être employée comme colorant plasmatique moyennant mordançage convenable), liée à quelque circonstance de la fixation : il m'a semblé qu'il se produisait surtout avec les fixateurs à base de sublimé. Il arrive d'ailleurs que le produit de la glande prenne le vert à

l'état de mouchetures éparses dans celle-ci, tandis que le conduit est d'un rouge intense ; la transition s'opère au hile.

Chapitre VII. — La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Diurella styláta* Eyferth.

La couronne de cette espèce (pl. II, fig. 9), très transparente, mais trop petite pour être étudiée à l'aide des coupes, a été bien décrite par Jennings (**1903**) au point de vue de la disposition des cils : elle se compose de deux arcs latéro-dorsaux représentant la ceinture circumapicale interrompue en arrière, deux autres entourant la bouche qui sont la bordure de la plaque buccale régressée, et, sur l'espace apical, une large papille très saillante (*pa*) sur laquelle nous allons revenir (Jennings en décrit une seconde, moins constante dans la famille, que je n'ai pu retrouver) avec deux petites éminences sétigères plus ventrales. Les cils sont insérés sur des cellules petites, qui n'ont rien de particulier au point de vue cytologique sinon la présence, comme dans tous les organes de l'animal, de gouttelettes de graisse plus ou moins grosses en rapport avec la vie pélagique.

Le sac rétro-cérébral (*s*) est encore plus développé que chez les deux formes précédentes, car dans certains cas, sa longueur dépasse la moitié de celle du corps, et il remplit une bonne partie de la cavité viscérale ! Jennings, chose étonnante de la part d'un aussi bon observateur, l'a pris pour le cerveau suivant l'erreur usuelle et décrit ses vacuoles comme des cellules serrées les unes contre les autres ! Il est plus ou moins fusiforme, renflé au milieu et effilé en bas, où il se termine par un article qu'isole une légère constriction et qui représente le coussinet glandulaire creusé d'une cavité presqu'hémisphérique. Son protoplasma renferme quelques petits noyaux, généralement une goutte de graisse, et des grains très fins groupés autour de la cavité, qui représentent le premier état de la sécrétion, mais

ne sont pas colorables *in vivo*. La cavité elle-même est l'homologue d'une seule des vacuoles du coussinet d'*Euchlanis :* on voit en effet clairement que les premières vacuoles du contenu forment une file unique à partir d'elle, puis s'étalent dans la cavité ; elles sont toutes aplaties réciproquement par la *vis a tergo* et prennent une forme losangique en coupe optique. La paroi est très mince sur le reste et je n'ai pu y découvrir de musculature. Les variations de la coloration sont très analogues à celles d'*Euchlanis*.

En haut, le sac s'accole au cerveau par un goulot nettement asymétrique comme toute l'organisation de l'animal et flanqué à droite et à gauche de deux cellules inégales, la droite plus grande (*gs*), où nous reconnaissons immédiatement les deux glandes sub-cérébrales. L'œil est accolé, avec son cristallin regardant en dedans, au côté gauche du col du sac, et recouvert par la glande correspondante. Quant au conduit lui-même, bien large et aisément colorable, on le suit jusque dans la grosse papille supérieure où il se termine (et s'ouvre certainement bien que je n'aie pas vu l'orifice) : cette formation, dont Plate (1886) faisait l'homologue de la trompe des Philodines (!) et dont Jennings reconnaît la généralité chez les Rattulidés sans se prononcer sur sa nature, correspond donc tout bonnement aux papilles céphaliques de l'Euchlanis. Mais en y regardant de près on s'aperçoit qu'elle est divisée longitudinalement en deux : la moitié gauche, reportée un peu dorsalement par la torsion de l'animal, renferme le conduit dont nous venons de parler, la droite renferme chez certains animaux seulement un conduit notablement plus grêle, où la matière colorable est plus inégalement répartie, et qui naît du principal à la base de l'œil. C'est en somme la disposition d'*Euchlanis* avec allongement et soudure des deux papilles et régression plus ou moins complète du conduit droit qui tend à s'atrophier comme toute la partie droite des organes céphaliques. Ce n'est pas tout encore : au côté externe de chacun des deux conduits on peut suivre une petite traînée de gouttelettes prenant les colorants

vitaux avec plus d'intensité que le contenu du sac (*cg*) et qui vont des glandes sub-cérébrales jusque dans la papille (la droite peut exister quand le conduit correspondant manque) : il n'est pas douteux, bien que le contrôle histologique n'ait pu être fait, que ce sont les traînées de sécrétion de la glande qui, contrairement à ce que nous avons vu et verrons chez les autres Rotifères, prennent les colorants vitaux comme la sécrétion du sac lui-même.

Chapitre VIII. — La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Hydatina senta* (O.-F. Müller).

La couronne d'*Hydatina senta* a été décrite, au point de vue de la disposition des cils à peu près exclusivement, par tous les auteurs, Cohn (**1856**), Leydig (**1857**), Plate (**1886**), etc. Je suis moi-même revenu l'année dernière (**1907***a*) sur cette description et j'ai pu, par la comparaison de *Cyrtonia* et la découverte du rudiment d'un appareil rétro-cérébral, élucider définitivement sa structure et fixer ses véritables homologies. J'y reviens à présent au point de vue de son histologie qui n'a pas même été effleurée, les auteurs s'étant bornés à signaler la présence de saillies « hémisphériques » à la base des cils, qu'Ehrenberg considérait comme de nature nerveuse et que ses successeurs ont plus correctement envisagés comme de simples renflements de l'hypoderme. Leur étude est rendue beaucoup plus facile que chez les précédents par l'étalement de la couronne et l'écartement du cerveau (fig. 10 et 11, pl. II) flottant dans la cavité du corps. Il lui est rattaché par de nombreux nerfs qui rayonnent de sa surface, composés de fibres dont les cellules se trouvent à leur base sur le ganglion ou même sur le trajet ou à l'extrémité du nerf, et qui ne seront pas décrits en détail ici.

A son bord inférieur on voit, en dehors des nerfs du tentacule nucal, deux petites cellules analogues, pédonculées, por-

tant chacune quelques grains de pigment rouge (*œ*); elles représentent des yeux rudimentaires qui n'ont été aperçus jusqu'ici que par Bartsch (**1870**) ; mais cet auteur, les décrivant comme deux vésicules où nagent des concrétions colorées, en fait un organe auditif.

Le nombre des coussinets hypodermiques visibles à l'extérieur, c'est-à-dire appartenant à la ceinture circumapicale et à la bordure de la plaque buccale, est très constant, mais leurs dimensions et leurs formes très variables d'un individu à l'autre et sans doute dans le même suivant l'âge, la nutrition, etc. L'état représenté sur nos figures est plutôt un maximum, les cellules étant le plus souvent beaucoup plus basses.

La bordure ciliaire externe est subdivisée par quatre soies (*ss*): les deux ventrales séparent la plaque buccale de la ceinture circumapicale, les deux dorsales interrompent celle-ci (voir **1907***a*). Ces soies, dont l'aspect est tout à fait celui des membranelles de la couronne, ne sont pas portées par un renflement considérable, mais par un petit prolongement cytoplasmique sur lequel vient se jeter un nerf bien développé. Il est donc naturel de leur attribuer un rôle sensoriel, mais il faut dire qu'elles sont également mobiles, battant et se relevant avec les autres cils. Entre les deux soies dorsales, on trouve trois cellules (c_1) dont la médiane renferme trois ou quatre noyaux, les latérales deux en général. Entre la soie dorsale et la ventrale, il n'existe que deux cellules, dont la ventrale, qui est la plus externe de la couronne (c_2) est très grande, aplatie et cintrée pour en suivre le bord, et reçoit dans sa concavité l'insertion d'un ou deux muscles rétracteurs et du tractus effilé, par lequel se termine le peloton néphridien supérieur : nous avons trouvé l'homologue de cette cellule, qui semble avoir une importance spéciale vu sa grande colorabilité vitale, à la même place chez *Euchlanis*. Enfin ventralement à la soie antérieure (fig. 11) on trouve encore trois cellules (c_3) qui vont en diminuant de taille jusqu'à la bouche, flanquée, ou plutôt recouverte, de deux petits renflements qui terminent la rangée. Un repli de la cuti-

cule tronque l'angle formé par la jonction des lignes ciliaires.

Si nous remontons maintenant de la bouche vers le champ apical en suivant cette fois les contours de la partie médiane ciliée, nous les voyons formés, dans l'intérieur même de la bouche par des cils assez raides disposés en touffes convergentes, qui s'insèrent sur toute une série de petites cellules assez difficiles à voir avec précision, entourant le court conduit qui aboutit au mastax. Un peu plus haut commencent les deux rangées très développées de membranelles qui forment la partie inférieure de ce que j'ai appelé le « pseudotrochus ». Chaque rangée est décomposable en deux parties portées par deux renflements superposés, une supérieure formée de 7 ou 8 très grandes membranelles, une inférieure de 9 ou 10, beaucoup plus petites, entremêlées de cils forts, mais simples. En dedans d'elle existent des rangées de gros cils dont quelques-uns se disposent en 4 séries horizontales parallèles aux touffes du bord supérieur, qui sont portées par des cellules plus petites, non visibles autrement que sur les coupes (fig. 35 pl. IV), et presque confondues aux précédentes. Quant au fond de la plaque buccale, à sa partie inférieure tapissée de cils fins (tout ce qui reste de la ciliation homogène de *Notommata*), elle n'est doublée que d'une mince couche hypodermique sans aucun renflement, si transparente qu'on aperçoit à travers le cerveau et les autres organes dorsaux : à la différence de la forme précitée, cette mince lame cilifère n'est pas une simple expansion des renflements voisins : elle renferme dans son épaisseur au moins un noyau (fig. 35).

Enfin, la plaque buccale est fermée en haut par les deux rangées de petites membranelles et les cinq touffes de grandes que nous connaissons déjà ; le tout est inséré sur un épaississement hypodermique commun beaucoup moins épais que ceux que nous avons vus jusqu'ici, bien que les membranelles supérieures soient les plus grandes de toutes : il remplit dorsalement la papille médiane qui les porte (fig. 34), mais ventralement s'arrête à la rangée supérieure des petites membra-

nelles (encore son contour ne coïncide-t-il pas exactement avec l'insertion de celle-ci), l'inférieure étant insérée directement sur l'hypoderme mince comme plus bas les cils simples. Entre les cinq touffes et la ceinture circumapicale s'étend une étroite bande nue, à paroi mince, qui représente seule l'espace apical. On y trouve cependant 2 ou 3 petits renflements cellulaires situés juste devant la cellule médiane de cette ceinture et où aboutit un très mince filament nerveux (fig. 10); au-dessous passe l'anastomose transversale des canaux excréteurs, toujours aisément visible et qu'il est étonnant de voir niée par Weber (1898), qui lui est rattachée par une mince lame protoplasmique à bords concaves. Un peu plus ventralement, à la base de la protubérance médiane, aboutissent les deux tractus de l'appareil rétro-cérébral dont nous allons parler tout à l'heure ; plus en dehors, intercalés entre les cellules principales du bord, sont d'autres légers renflements, deux de chaque côté, près desquels aboutissent les quatre nerfs principaux nés des angles supéro-externes du cerveau et qui ne se terminent jamais dans une cellule. A ce niveau, la coloration vitale met en évidence de chaque côté une petite traînée granuleuse, un peu oblique, entre les deux nerfs, prenant le colorant avec intensité, plus même que les conduits de l'appareil rétro-cérébral qui sont beaucoup plus en dedans et avec lesquels il faut se garder de les confondre : en solution très diluée, ils se colorent à l'exclusion de ceux-ci, seuls dans l'organisme avec les grains de l'estomac. Je n'ai pu les retrouver sur les coupes et élucider leur nature ; je les ai vus aussi chez des Brachions.

La cytologie des renflements s'étudie au mieux sur ceux qui suivent le bord externe de la couronne et sont, comme nous l'avons vu, les plus développés. Ils renferment chacun plusieurs noyaux bien sphériques (environ 5 μ comme dans le reste de l'ectoderme), avec un karyosome assez petit et d'autres grains de chromatine à la périphérie. Leur protoplasma se divise, même à l'examen sur le vivant, en deux zones, une supérieure immédiatement sous-jacente aux cils qui forme une

bande granuleuse, une inférieure dont le protoplasma semble plus homogène en lui-même, mais presque toujours rempli d'inclusions diverses. On y trouve en effet, en dehors de la graisse, en général peu abondante sauf sur des animaux suralimentés ou en dégénérescence, de très nombreuses vacuoles dont on peut se demander si elles sont une formation normale : elles sont surtout développées chez des animaux inanitiés, se forment très rapidement chez ceux qui souffrent d'une anesthésie ou d'une coloration vitale trop prolongée, etc. Leur contenu se colore en rose pâle par le neutralrot *in vivo ;* sur les coupes, il se colore peu et par les colorants acides, surtout l'orange. Sur les mêmes coupes on voit entr'elles, aux points nodaux du réseau, des taches irrégulières qui prennent tous les colorants basiques (fig. 35) ou d'autres grains basophiles plus réguliers (fig. 34 et 66) qui paraissent plus normaux. Il est en tous cas intéressant de comparer les premières formations avec les vacuoles et grains basophiles décrits par Wallengren (1902) chez les Paramécies inanitiées. Les mouchetures, rouge carminé par le neutralrot, formées de très petits grains agglutinés irrégulièrement, que l'inanition fait rapidement apparaître dans les cellules de la couronne comme dans tous les tissus, ne paraissent correspondre à aucune de ces formations, car on ne peut les retrouver sur les coupes. Mais tout cela est chose pathologique, ou presque, dans le détail de laquelle je n'ai pas voulu m'engager.

Enfin il existe un dernier ordre d'inclusions, petits grains ou vacuoles arrondis ou irréguliers colorés par le lichtgrün (fig. 34), qui rappellent tout à fait les grains d'excrétion que nous allons trouver dans l'estomac et semblent bien représenter une sécrétion propre de la couronne car on les trouve dans des protoplasmas tout à fait intacts. Il y a là une question fort intéressante : la couronne, surtout dans les formes où elle est aussi développée, est une des principales surfaces par laquelle puissent se faire les échanges entre l'animal et le milieu, et il ne serait pas étonnant d'y trouver une sécrétion. Je n'ai pu

malheureusement, faute de temps, élucider ces points par une investigation physiologique comme celle que j'ai faite pour l'estomac et suis forcé de laisser la question ouverte. Mentionnons toutefois que la cellule la plus externe, qui est en rapport très intime avec le peloton excréteur supérieur, présente, même à l'état normal, des vacuoles et des inclusions très développées et se colore le plus souvent par le neutralrot sur l'animal bien portant. Cette propriété n'est point contingente car elle se retrouve chez *Euchlanis* et dans toute une série de formes diverses : Brachions, etc., même chez des *Notommata* et *Synchæta* dans la cellule de l'oreillette qui a les mêmes rapports.

La cellule ainsi constituée porte les cils qui (il s'agit toujours de ceux de la bordure), paraissent simples à l'examen du vivant ; sur les coupes on constate au contraire qu'ils forment une bande d'une certaine épaisseur. Elle est bordée en dehors d'une rangée de très petits bâtonnets réguliers (fig. 10 et 11), bien visibles sur le vivant, dont je n'ai pu préciser la nature. Les cils s'enfoncent dans la cellule sous forme d'un cône aigu de racines ciliaires *rc* (sur la coupe normale au bord, fig. 66 partie droite; vues de face, elles donnent l'impression d'une rangée en palissade). Ces racines sont assez faiblement basophiles : elles ne prennent jamais la safranine et se laissent facilement arracher l'hématoxyline ferrique mais se colorent volontiers par l'éosine et surtout par l'orange (fig. 34 et 35). Elles n'affectent aucun rapport spécial avec le noyau ; sur les coupes normales, au bord de la couronne, on voit qu'en beaucoup d'endroits la cellule est double, une mince lame qu'on voit du dehors et une masse interne plus volumineuse qui se porte en dedans, et se raccorde avec elle au plateau ; c'est du moins la disposition pour la cellule externe dont nous avons parlé et certaines des bords de la plaque buccale. C'est sur le côté externe de cette cellule interne que s'étalent les racines, presqu'à nu dans la cavité, et dans l'angle des deux parties arrivent les muscles rétracteurs dont les fibrilles par endroits semblent presque se

continuer avec le faisceau de la racine. Sur la coupe (fig. 66), on voit une semblable disposition avec accolement des deux parties dont la limite est encore marquée par une fibre musculaire incluse.

La structure des membranelles est très intéressante ; les vieux auteurs avaient déjà constaté qu'elles se composent de cils agglutinés, car ceux-ci se séparent avec une extrême facilité dès que l'animal souffre, au cours de l'anesthésie principalement. Il est même difficile de les voir avec leur aspect normal sur une Hydatine immobilisée ou fixée ; presque toujours la pointe au moins est dissociée en un pinceau de cils qui d'ailleurs restent solidaires dans leurs mouvements. Sur les coupes, on voit à chaque membranelle correspondre un faisceau régulier de racines ciliaires qui s'enfoncent parallèlement dans la cellule ; les faisceaux des membranelles voisines ont au contraire une tendance marquée à converger, surtout dans la touffe médiane (fig. 34) où elles forment un véritable éventail. Chaque cil présente un grain basilaire fusionné avec ceux de la même membranelle en une ligne noire où on ne peut les distinguer (fig. 66, *cb*) ; je n'ai pu y voir de pièce intermédiaire. Ils traversent un plateau bien net, très mince, prenant le lichtgrün et distinct de la mince cuticule basophile qu'il recouvre ; il s'étend sur toute la surface, ciliée ou nue, de la couronne en dedans du cingulum. Sur la coupe 66, il est rendu très visible (*pa*) par des bactéries collées à sa surface dans un bain de carmin où l'animal avait longtemps vécu. Enfin les cils qui prolongent dans la bouche les deux rangées latérales de membranelles sont des cils simples, à racines bien isolées quoique leurs grains basaux soient confluents en une ligne épaisse. Ils sont représentés de face dans la figure 67.

L'appareil rétro-cérébral de l'Hydatine avait échappé, jusqu'en **1906***b* où je le signalai, à tous les observateurs ; il est vrai qu'il ne pouvait guère être vu, ou du moins distingué du cerveau, sans coloration. Cohn (**1856**) mentionne bien la présence d'une grande vacuole accolée à la face postérieure du

cerveau, mais Leydig (**1857**) l'interprète comme une formation pathologique ainsi que nous en avons souvent mentionné. La tache claire que Weber (**1888**) a figurée et regarde comme un cristallin (?) est certainement la même chose. Elle est à peu près constante, sur des animaux parfaitement intacts, de taille assez variable (souvent beaucoup plus grande que dans la figure 10), et débordant le cerveau ; presque toujours elle n'est pas exactement médiane, mais un peu à droite. Elle est flanquée de 2 ou 3 autres beaucoup plus petites, et le tout est creusé dans une masse amorphe de protoplasma renfermant quelques noyaux, qui revêt la face postérieure du cerveau et ne se distingue de lui qu'en y regardant de très près. Le petit nerf médian de la couronne dont nous avons parlé plus haut, pour atteindre le milieu du cerveau est obligé de se porter à gauche et d'en contourner le bord libre. Enfin par le neutralrot et le brillantkresylblau les vacuoles se colorent, quoique pas très intensément.

On voit alors aussi se colorer deux tractus, qui du bord supérieur de la masse rétro-cérébrale se portent en divergeant vers l'espace apical pour s'y terminer, de part et d'autre de la protubérance médiane, un peu dorsalement à elle. Cette terminaison est plus ventrale que celle des divers filaments nerveux nés du bord supérieur du cerveau : tandis que ceux-ci passent en arrière de l'anastosome excrétrice, les deux conduits de l'appareil rétro-cérébral passent en avant. On peut aussi les distinguer des nerfs à leur forme plus régulière, renflée progressivement vers l'extrémité, au lieu d'être dilatée par places en cellules puis très effilée. La coloration vitale est tout à fait uniforme, moins prononcée pourtant à la base dont on peut méconnaître à première vue le rapport avec la masse protoplasmique, le bord exact de celle-ci n'étant pas facile à voir. Sur les coupes, ils se colorent uniformément en vert vif de même que la masse en question et surtout ses inclusions. La sécrétion paraît donc, comme dans tous les cas où l'appareil est rudimentaire, être celle de la glande sub-cérébrale. Est-elle formée d'une

façon continue et épanchée en dehors, c'est ce que je n'ai pu savoir, mais ce qui me paraît assez douteux.

La découverte de ce rudiment chez une forme aussi connue que l'Hydatine, prise bien souvent comme type du groupe, m'a encouragé dans les recherches qui m'ont permis de déceler l'appareil rétro-cérébral chez un grand nombre de formes où il était ignoré et m'a aidé à le concevoir comme caractère général en voie de régression des Rotifères. Il présente bien l'aspect d'un organe témoin dans cette espèce, car il est assez variable d'un individu à l'autre et il arrive fréquemment qu'il ne prenne pas la coloration vitale. Il m'a même été impossible de le déceler chez les individus de certaines provenances.

Chapitre IX. — **La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Synchæta oblonga* Ehrenberg.**

La couronne proprement dite de cette forme ne nous retiendra guère, car elle est trop petite pour pouvoir être utilement coupée, et son histologie ne paraît rien présenter de bien remarquable ; elle possède comme on le sait (pl. I, fig. 6) un vaste cercle circum-apical comparable à celui de l'Hydatine, mais dissocié en deux arcs dorsaux, insérés sur des cellules analogues à toutes celles que nous avons vues, et deux oreillettes qui ressemblent tout à fait à celles des *Notommata ;* ventralement deux arcs ciliaires, derniers restes de la plaque buccale, flanquent la bouche (voir Rousselet **1902** et de Beauchamp **1907***a*). Elle est surtout remarquable par la présence d'un grand nombre de longues soies *ss* et de pinceaux de cils raides, comme ceux qui marquent le sommet de la tête et qui sont représentés sur la figure 6 un peu rejetés ventralement ; leur étude serait fort intéressante, mais appartient plutôt à celle des organes des sens que nous ne pouvons faire ici.

Sur le cerveau, placé à peu près comme chez l'Hydatine mais moins distinct de la couronne, à laquelle il envoie ses nerfs,

repose dorsalement un œil, figuré depuis longtemps par les auteurs qui l'ont considéré tantôt comme rouge, tantôt comme noir. En effet à un examen attentif on constate qu'il existe là et dans la plupart des *Synchœta*, deux taches oculaires contigües (*œ*) tangentes toutes deux à une petite vésicule à parois très minces (*s*) qui les recouvre et renferme de fines granulations, noires par transmission, parfois assez abondantes pour masquer en partie le pigment rouge. Ceci nous fait d'emblée soupçonner un sac rétro-cérébral : en effet, la coloration vitale permet de déceler deux conduits *co* s'ouvrant au bord supérieur de la tête (un peu en arrière du double pinceau de cils qui en marque le sommet), issus de la bifurcation d'un seul qui prolonge la vésicule en question. Cet appareil se colore surtout dans sa partie distale ; la coloration ne réussit pas toujours, mais il arrive souvent que des grains du pigment rouge qui forme l'œil soient épars à son intérieur tantôt au-dessus de celui-ci, tantôt au contraire dans l'extrémité des conduits près de leur orifice, là où existent des taches oculaires accessoires chez d'autres *Synchœta*, comme nous le verrons plus loin. En superposant ces différentes dispositions on arriverait à refaire le dessin général du sac et de ses conduits sans coloration artificielle.

Chapitre X. — **La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Pterodina clypeata* (Müller).**

L'appareil rotateur des Ptérodines appartient comme on le sait au type classique à double couronne ; il correspond à ce que nous avons décrit (**1907***a*) chez *Pedalion mirum* Hudson, avec absence de la lèvre inférieure et avec une lacune dorsale et deux éminences à cils plus longs flanquant la bouche (pl. I, fig. 7 et 8). Par l'examen d'un animal vivant ou bien conservé, ainsi que sur les coupes, on constate que l'ectoderme très mince qui double la cuticule se continue en s'épaississant

à peine, mais en se régularisant, sous toute la bande ciliée circum-apicale *ca*. On aperçoit à ce niveau en coupe optique un triple contour qui correspond à cet hypoderme et à un plateau presqu'aussi épais que lui qui porte les cils, très courts et régulièrement disposés, sans trace de racine ni de corpuscule, en un mot tout à fait comparables à ceux qui forment presque toute la ciliation de *Notommata pseudocerberus*. La limite inférieure de la bande n'a aucune différenciation et les cils y sont à peine plus longs : on ne peut guère à proprement parler les qualifier de cingulum.

Au contraire, au bord supérieur, la couche protoplasmique se réfléchit en dedans, au point d'insertion des grands cils du trochus, pour former une série de renflements piriformes plus ou moins allongés, entremêlés aux fibres musculaires rétractrices, dont les figures 7 et 8 montrent la disposition. On peut en compter dorsalement quatre paires, les internes plus superficiels, très allongés, plongeant jusqu'au cerveau et se rabattant ensuite le long du trochus, les externes allongés également plus que les intermédiaires ; ventralement deux paires de part et d'autre de l'entonnoir buccal, tapissé comme toujours d'un groupe de semblables coussinets, sessiles ceux-là, qui plongent jusqu'au mastax et portent les cils. Ces derniers sont très courts au fond de cette dépression comme sur le reste, avec une rangée plus longue de chaque côté qui se prolonge sur les deux saillies citées plus haut.

Le plateau, l'aire syncipitale, est tapissé d'une cuticule à couche hypodermique mince comme sur le cou ; au centre elle forme une dépression dont le fond se relève en une saillie ; à la base, deux renflements cellulaires ; de part et d'autre apparaissent les yeux avec leurs cristallins, et accolés à eux, en dehors, deux petites papilles en massue plus ou moins visibles. Or si l'on a traité l'animal par un colorant vital, on voit ces deux massues prendre sa teinte avec vivacité ; la partie colorée affecte la forme d'une larme à gros bout supérieur, l'inférieur s'effilant en bas et en dedans. Il vient se mettre en

rapport avec la paroi dorsale de l'entonnoir buccal et sur certains individus on peut le suivre jusqu'au voisinage du cerveau qui est très vaste, assez superficiel, bilobé en haut et en bas. Ce cerveau peut être pris d'abord sur l'animal entier, avec ses petites cellules serrées, pour un sac rétro-cérébral, erreur inverse de celle qui a été souvent commise jusqu'ici. L'absence de colorabilité et l'histologie surtout empêchent la confusion. On ne peut trouver d'autres restes de l'appareil rétro-cérébral que ces deux points colorables qui ont absolument les rapports (surtout avec les yeux) de ses conduits.

Chapitre XI. — La couronne et l'appareil rétro-cérébral chez *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss).

Profondément différent de celui des formes précédentes est comme on le sait l'appareil rotateur du *Stephanoceros*, plus complexe encore que celui des Flosculaires, mais plus facile à étudier vu sa taille, et dont j'ai pu le premier par l'embryologie fixer les véritables homologies (**1907***a*). Il n'est pas moins spécial dans ses caractères histologiques. De nombreuses descriptions en ont été déjà données par Ehrenberg (**1838**), Leydig (**1854**), Gosse (**1862**) Hudson et Gosse (**1886**), Montgomery (**1905**) en dernier lieu, que nous critiquerons au court de l'exposé ; j'y renvoie pour ce qui est de la grosse morphologie et de l'aspect général, bien figuré dans tous les ouvrages élémentaires.

La couronne comprend cinq bras, à peu près équidistants, garnis de touffes de longs cils, qui s'insèrent sur les bords de l'entonnoir buccal, divergent à la base et s'arrondissent sur l'animal bien portant pour venir converger par leurs extrémités, donnant à l'ensemble la forme d'un globe à cinq méridiens. Cet entonnoir (pl. II, fig. 12 et 13) est lui-même divisé en une partie principale et un arrière-fond, le vestibule buccal, qui en est à peine distinct à l'état d'étalement complet et renferme la

véritable bouche (*b*). Etudions successivement ces parties en remontant à partir de celle-ci. L'entonnoir tout entier a des parois très minces, formées d'une mince couche de protoplasma avec noyaux entièrement semblables au reste de l'ectoderme, à peine épaissie par endroits. Sa cuticule n'est pas basophile comme celle du corps, mais prend le lichtgrün ; elle apparaît sur les coupes comme hérissée de prolongements fins, à peine visibles à l'état vivant, trop ténus et trop irréguliers pour qu'on puisse les assimiler à une brosse. Enfin, cette cuticule se colore souvent *in vivo* par le Congo, réaction que ne présente pas celle de la surface externe (fig. 45 pl. V, qui la représente invaginé chez un jeune).

Le vestibule est séparé de l'entonnoir par un étranglement peu marqué, ou plutôt par une série de rebords et de crêtes difficiles à bien interpréter et mal décrites jusqu'ici. Sur une vue de profil (fig. 13), on distingue une grande saillie dorsale à laquelle est sous-jacente une autre plus petite et plus effilée ; cette dernière est celle qu'Hudson et Vallentin ont appelé la « langue » et que le premier prétend très mobile et servant à faire passer la nourriture dans la bouche, assertion entièrement fantaisiste. Elle est d'ailleurs paire et forme deux petites pointes accolées. La supérieure n'est que la coupe optique d'une crête semi-circulaire, qui contourne toute la partie dorsale de l'entonnoir en s'élevant légèrement sur les parties latérales, et se termine à ses deux extrémités par une touffe de cils très forts et très raides, peu mobiles, saillants dans la cavité. Ils ont des racines bien développées. Elle est suivie de très près par les ramifications de l'appareil excréteur *ex* : l'anastomose transversale double sa partie médiane, et une flamme vibratile se trouve au point où celle-ci rejoint de chaque côté le canal pair, une seconde un peu plus bas au point (1) où se

(1) A ce niveau se trouve toujours une grosse vacuole qui renferme une ou plusieurs petites concrétions colorées ; elle semble d'abord appartenir à la néphridie, mais je crois plutôt qu'elle représente le dernier vestige de l'œil du jeune, qu'on trouve en ce point aussitôt après la fixation, avec son pigment en voie de résorption.

détache dudit canal une branche qui suit la partie latérale de la crête pour se terminer juste au niveau de la touffe ciliaire déjà citée par une troisième flamme dont le battement peut être confondu avec le sien. Enfin le cerveau *g* est un peu plus bas que la crête, au niveau des languettes, et envoie aux parties latérales de la couronne et aux muscles des nerfs dont la disposition est sommairement indiquée par la figure ; d'autres nerfs suivent la néphridie et vont s'étaler sur les parois du vestibule où ils se terminent par de petites cellules piriformes. Juste au milieu de cette région, l'une d'elles de chaque côté porte une touffe de cils immobiles, saillante dans la cavité (*t'*) qui est un organe sensoriel tout semblable aux tentacules externes et n'avait point encore été signalé.

A partir de la touffe ciliaire qui termine la crête dorsale, commence une seconde crête moins saillante, surtout latéralement, qui se porte brusquement en bas, presqu'à angle droit de la précédente, et dessine un fer à cheval. Les deux branches latérales sont ciliées d'une façon très régulière et très curieuse : les cils sont insérés en petites rangées horizontales qui forment autant de lignes très nettes, dues sans doute à la confluence de leurs grains basilaires. Ces cils battent ensemble très régulièrement. Tout ceci est, comme je l'ai dit, peu saillant dans l'entonnoir à l'état de repos ; mais la moindre excitation provoque une contraction violente des muscles circulaires, peu visibles d'ailleurs, dont est pourvue cette partie et isole de l'entonnoir le vestibule qui se contracte lui-même pour ingérer la proie : même à l'état de demi-extension (il est à peu près impossible de conserver l'extension complète par l'anesthésie), les deux touffes de cils latéraux arrivent au contact et barrent efficacement le passage.

La partie supérieure de l'entonnoir est entourée d'un ressaut élargi presqu'immédiatement sous-jacent à l'insertion des cinq bras, qui s'élargissent à leur base pour se continuer insensiblement avec lui. Ce ressaut marque la place de la ceinture de gros renflements hypodermiques *c* pris jadis par Ehrenberg

(**1838**), pour le système nerveux, opinion à laquelle se rallia VALLENTIN (**1890**) qui n'a pas su trouver le cerveau sur ses coupes. Ils représentent le corps cellulaire dont dépend, comme l'a déjà vu MONTGOMERY (**1903**), tout le protoplasma des bras avec ses muscles et ses cils. En effet ces bras sont creux dans toute leur étendue, leur paroi est une couche très mince et parfaitement régulière de cytoplasme qui renferme quelques inclusions, graisse surtout, chez le jeune après sa fixation des globules de réserve colorables vitalement qui sont ensuite résorbés, mais aucun noyau. Les cellules sont au nombre de 13, dont l'une médiane dorsale, disposées suivant un cercle assez régulier et de forme plus ou moins semi-circulaire, ou allongée vers le bas. Elles renferment pour la plupart un seul noyau, une ou deux latérales en ont deux, la dorsale cinq ou six ; ces noyaux sont remarquables par la grande taille de leur karyosome, auquel s'ajoutent des grains de chromatine périphériques très abondants. Peu ou pas d'inclusions, les mêmes que dans les bras. Elles sont prises entre deux couches d'hypoderme, celui du corps et celui de l'entonnoir ; la plupart sont simplement accolées à l'externe, mais cinq d'entre elles, celles qui sont juste à la base d'un bras, envoient au contraire en haut un prolongement aplati qui s'applique contre l'hypoderme interne et se termine dans celui du bras au niveau où il s'individualise (fig. 68 pl. VI, c_3); c'est à elle qu'appartient en réalité le protoplasma de tout le bras, bien que non exclusivement vu l'absence de limites cellulaires. La chose est surtout bien marquée fig. 12 sur la cellule médiane, qui envoie aussi de petits prolongements vers les muscles longitudinaux voisins ; il y a d'ailleurs à ce niveau des muscles cutanés transversaux que nous n'avons pas à décrire ici.

A la surface du tube de protoplasma, parfaitement lisse à l'état de complète extension, qui constitue le bras, il n'existe pas de cuticule bien différenciée, à l'inverse du reste du corps, et, en rapport avec ce caractère, ils forment avec facilité des boules sarcodiques, surtout vers l'extrémité (fait des plus ex-

ceptionnels chez un Rotifère), dès que l'animal souffre de l'anesthésie, de la coloration vitale ou de tout autre cause. Bien plus, sous les mêmes influences, ils finissent par se tronçonner et s'émietter en petits fragments encore garnis de cils, tandis que le bout restant se referme et se renfle. On a ainsi des animaux mutilés dont un ou plusieurs bras sont réduits à une petite portion de leur longueur primitive. Je n'ai pu observer avec précision s'ils se régénèrent, mais la chose est très probable, et non moins extraordinaire pour un Rotifère. Ces bras sont très contractiles et se réduisent lors de la rétraction au quart ou au cinquième de leur longueur, en devenant coniques et tout à fait droits ; on voit alors leur protoplasma ridé transversalement en dehors, strié et variqueux en dedans : de petits renflements alignés font saillie dans sa cavité, apparence bien décrite et figurée par Montgomery. Ceci fait supposer l'existence d'une musculature longitudinale puissante : tout à fait invisible sur le vivant, on la retrouve aisément sur les coupes (fig. 69 et 70 *fm*), sous forme de très fines fibrilles sidérophiles, appliquées contre la lumière, flexueuses, se croisant et s'anastomosant entr'elles ; leur nombre sur une coupe transversale est de 8 ou 10 vers le milieu du bras et se réduit considérablement vers son extrémité. Je n'ai pu voir avec précision leur terminaison inférieure ; elles semblent arriver à la limite de l'entonnoir, mais non pénétrer dans les corps cellulaires, auxquels elles appartiennent, en l'absence de tout autre noyau (1).

Les cils ne sont pas moins remarquables : sur leur disposition tous les auteurs se sont trompés depuis Leydig (**1854**) qui les croit verticillés jusqu'à Montgomery (**1903**) qui les figure sur des lignes en zigzag. Ils forment sur chaque bras deux rangées latéro-internes de touffes linéaires, la ligne d'insertion de chaque touffe étant oblique de haut en bas et de dehors en dedans. Ces touffes deviennent un peu plus longues et plus serrées vers

1. *Cf.* les fibrilles différenciées par la couche protoplasmique superficielle du pharynx des Triclades d'après Korotneff (1908).

la base des bras où elles arrivent jusqu'à une ligne circulaire bien tranchée, séparant de l'entonnoir nu la naissance de ceux-ci tapissée de cils très fins et peu mobiles qui remontent sur la face interne entre les touffes de cils principaux, seules visibles au premier examen (Hudson **1886** seul a distingué une ciliation dans cette région).

Les cils de chaque touffe à l'état de complète extension convergent et se croisent des deux extrémités de celle-ci ; ils se portent à droite et à gauche et un peu en dehors du bras qui les porte, de façon à arriver presqu'au contact de ceux du bras voisin (ils en sont trop écartés dans les figures 12 et 13) et limiter ainsi le piège à Infusoires dont le fonctionnement sera décrit plus loin. Ils sont animés, très rarement, de quelques battements assez brusques suivis d'une longue pause, toujours plus lents et plus saccadés que ceux de cils ordinaires ; on les observe surtout quand l'animal est excité ou en train de se détendre après une rétraction.

Quand l'animal a rétracté ses bras, les cils deviennent tous parallèles et forment un faisceau qui entoure et prolonge celui des bras appliqués les uns contre les autres. Ils paraissent alors, ainsi qu'après l'anesthésie ou la mort de l'animal, onduleux et beaucoup plus flexibles que lors de l'érection, si on peut employer ce terme. Lors du déploiement, ils se placent lentement dans la direction transversale, mais dirigés un peu vers le dedans de l'entonnoir, puis d'un petit mouvement sec se redressent vers le dehors les uns après les autres, battent encore une fois ou deux et redeviennent immobiles. Au point de vue histologique, bien que chacun soit assez épais, il est impossible de le décomposer en cils élémentaires comme les membranelles de certains appareils rotateurs ; ils ont à leur base un corpuscule très sidérophile qui, par sa juxtaposition avec ses voisins, forme la ligne d'insertion dentelée de la touffe (fig. 69 et 70 *cb*). Par contre, pas trace de racines qui ne trouveraient pas d'ailleurs à se loger dans la mince couche protoplasmique. Les cils de la région interne ont des cor-

puscules isolés (*cb* fig. 68) d'où part une fine racine confondue avec les trabécules protoplasmiques.

Il nous reste à parler de l'appareil rétro-cérébral, très développé et aisément visible sous forme d'un double amas de grosses vacuoles sous-jacent au tégument dans la région du vestibule (fig. 12 et 13 *s*) ; il a été vu et figuré depuis longtemps par les auteurs dont certains l'ont pris, bien entendu, pour le cerveau (Gosse, **1862**), tandis que Leydig (**1854**), reconnaît déjà son analogie avec celui d'*Euchlanis* et de *Copeus*. Montgomery (**1903**) se borne à le qualifier d'énigmatique. Il est dorsal par rapport au cerveau dont nous avons indiqué la position, et lui est accolé sans que leurs rapports soient aussi étroits que dans d'autres genres. Son développement varie suivant les individus (parfois on n'en trouve aucune trace), et suivant les moments : je l'ai vu très gonflé au bout de 24 heures chez un animal qui l'avait petit et ratatiné au moment de sa mise en observation, et inversement, disparu, réduit à deux petites masses cellulaires difficiles à voir, chez un autre qui l'avait bien développé au début. Il a la forme d'un bissac ayant une partie supérieure impaire, l'inférieure au contraire nettement séparée en deux jusqu'au niveau du tentacule nucal *t*, réduit à une grosse soie qui émerge d'une fossette ou plutôt d'un sillon transversal du tégument, et se relie au cerveau par un nerf qu'on observe aisément au milieu de la masse. Le contenu est formé de vacuoles, très grosses pour la plupart, quelques plus petites à la périphérie, bosselant souvent la surface externe qui ne semble pas avoir d'enveloppe différenciée. Il y a une mince couche de protoplasma spongieux, avec petits noyaux et vacuoles en formation, à la partie inférieure de chaque sac comme d'habitude, mais aussi au bord supérieur commun. Son développement est d'ailleurs très variable.

Quant à des conduits excréteurs, je n'ai pu en découvrir aucun : la coloration vitale réussit très rarement chez cette forme, en général sur des animaux jeunes. On observe alors une colo-

ration totale peu accentuée et de grosses boules carminées contenues dans les vacuoles comme souvent chez *Notommata*, mais aucun diverticule en partant. Sur les coupes, il est difficile de voir quelque chose, les parois du corps et des organes étant très minces et toujours plus ou moins ratatinées ; la coloration par le lichtgrün est à peine accentuée (on remarquera qu'il n'y a nulle trace de glande sub-cérébrale). On y constate seulement un caractère déjà visible sur le vivant : l'intime union du sac avec l'ectoderme dorsal; il paraît constitué de simples vacuoles creusées à son intérieur. VALLENTIN (**1890**) prétend avoir vu un canal qui en sort pour aller s'ouvrir à l'extrémité de la « langue » d'HUDSON, dans le vestibule buccal, et part de là pour en faire une glande salivaire ; ce rapport, s'il était confirmé et reconnu primitif, serait de nature à faire rejeter toute homologie avec le sac des autres formes. Mais je n'ai pu le retrouver et crois pouvoir affirmer que les languettes en question ne sont pas creuses.

L'embryologie ne donne pas beaucoup plus de lumière sur cette question : comme je l'ai montré (**1907***a*), la couronne du *Stephanoceros* répond à la seule plaque buccale, et la bande circum-apicale, présente au moment de l'éclosion et semblable à celle d'un jeune Mélicertien, disparaît totalement chez l'adulte ; cette disparition est très rapide et l'on peut parler d'une véritable métamorphose : une heure ou deux après sa fixation, l'animal a déjà ses cinq bras étalés dans l'axe du corps, présente l'aspect de l'adulte (sauf qu'ils sont très courts et enroulés en dedans, avec cils très serrés, comme les ont décrits et figurés ROSSETER **1884** et HUDSON **1886**), et on ne peut y retrouver la ceinture circum-apicale qui devrait se trouver quelque part entre le cercle cellulaire et le cerveau. Je n'ai pu suivre le détail de cette fixation : l'animal au moment où il vient de se fixer et commence à sécréter sa loge tient toujours son extrémité supérieure invaginée comme dans la fig. 45, pl. V, et la transformation s'opère intérieurement. Du moins en est-il ainsi entre lame et lamelle, et même dans un verre de montre.

J'ai vu seulement les cils de la bande tombés et expulsés ; encore ne puis-je affirmer que ce ne fut pas l'effet de conditions anormales. D'autre part, l'appareil rétro-cérébral existe bien chez le jeune et a sa position habituelle dans la tête au-dessous de la couronne (fig. III, p. 31) ; là non plus, je n'ai pu arriver à suivre des canaux antérieurs, qui devraient aboutir à l'intérieur de la ceinture circum-apicale larvaire, ni sur le vivant (aucune coloration n'a réussi), ni sur les coupes où il se présente également comme vacuoles intra-hypodermiques. Ce dernier rapport pourrait expliquer l'absence de canaux : elles se seraient différenciées au point d'origine de l'organe et non dans un prolongement cellulaire allongé. Mais alors ce point, qui correspondrait à l'orifice des canaux des autres formes, étant dorsal et non apical, il faudrait rejeter l'homologie avec l'appareil rétro-cérébral, bien que la similitude de structure soit parfaite. Je suis forcé de laisser la question ouverte.

Chapitre XII. — L'évolution de la ciliation dans la série des Rotifères.

Je serai très bref à ce sujet, n'ayant point à reprendre l'étude purement anatomique de la distribution des cils dont j'ai donné les grandes lignes en **1907***a* et les conclusions phylogéniques dans la première partie ; mais il est utile de mettre en parallèle avec elle les données histologiques que nous venons d'acquérir.

La moindre différenciation des cils correspond bien aux ciliations homogènes du type *Notommata* que nous avons regardé comme rapproché du primitif : ils n'y présentent ni corpuscule basilaire ni racine, même dans les oreillettes ; un autre caractère est leur insertion sur une mince couche protoplasmique dépendant de masses cellulaires assez éloignées. Dans l'évolution qui nous mène à *Euchlanis* et à *Hydatina* on

voit apparaître, simultanément, des renflements hypodermiques juste sous-jacents aux cils les plus différenciés, et des racines plongeant dans ceux-ci, et il semble y avoir une certaine connexité entre les deux faits. L'hétérogénéité de la ciliation s'accentue par le fait de la confluence de certains cils en un cil composé ou membranelle, qui présente la différenciation la plus haute que nous trouvions dans la couronne.

Dans le type à double couronne des Ptérodinidés, Pédalionidés, Mélicertiens, la différenciation est beaucoup moins grande : la disposition de *Notommata* est toujours conservée sur la bande circum-apicale comme sur la plaque buccale, dont les cils courts sont portés par une mince couche protoplasmique dépendant de cellules qui entourent l'espace apical (il n'y en a jamais sous le cingulum). Quant au trochus qui est inséré à leur niveau, je crois, bien que j'aie fait peu de coupes sur des animaux de ce genre, pouvoir affirmer qu'il n'a pas de racines pénétrant à leur intérieur : d'ailleurs chez *Pedalion*, d'après Levander (**1894**), et mes observations personnelles, il ne semble pas y avoir de renflements du tout, et chez *Melicerta* ou *Lacinularia* (voir les figures de Masius, **1890**, Hlava **1908**), vu l'étalement et la lobation du disque rotateur, les cellules sont placées dans son milieu et ne rejoignent la bande ciliée au niveau du trochus que par un long pédoncule comme chez les Notommatidés. L'épaississement de l'hypoderme n'est donc nullement proportionnel à la taille des cils. Il en est de même chez les Bdelloïdes.

Il faut ajouter quelques mots sur les Floscularіens en dehors du *Stephanoceros*. Dans le g. *Floscularia*, que je n'ai pu soumettre aux coupes, les angles de l'entonnoir, dont la structure est la même, portent les touffes de longs cils insérés chacun sur un petit renflement protoplasmique et qui, du moins chez les formes très différenciées, ont des caractères fort spéciaux ; ils ne sont pas vibratiles, mais extensiles et un peu glutineux, paraissent se confondre en s'accolant lors de la rétraction (simple apparence d'ailleurs) et rappellent jusqu'à un certain

point, comme l'a dit MONTGOMERY (**1903**), des pseudopodes d'Héliozoaire. Mais il ne faut pas oublier qu'il existe tous les intermédiaires entr'eux et les cils courts, vibratiles, répartis sur toute la marge, de quelques formes pélagiques, et qu'on peut aisément les concevoir par exagération des caractères de *Stephanoceros*. Dans *Apsilus*, je renvoie aux données de STOKES (**1896**), GAST (**1900**), et MONTGOMERY (**1903**), sur les variations du capuchon, qui représente l'entonnoir buccal et se développe de même, et je ferai seulement observer que l'intérieur de cette nasse est tapissé d'une cuticule prenant le lichtgrün et hérissée de prolongements encore plus développés que chez *Stephanoceros*. Certaines espèces ont encore des cils immobiles à son intérieur, qui ne sont pas autre chose qu'une régularisation de ces prolongements (fig. 23, pl. III).

CHAPITRE XII. — **L'appareil rétro-cérébral dans les diverses familles des Rotifères, sa nature et son évolution.**

Les types que nous venons de passer en revue nous permettent de nous rendre compte des parties constitutives de l'appareil rétro-cérébral. Pour justifier l'allégation, émise par moi en **1906***b*, que cet appareil présente les caractères d'un organe répandu dant tout le groupe, mais actuellement en voie de régression, nous allons passer en revue toutes les familles, afin d'y constater son absence ou ses divers degrés de développement, qui achèveront en même temps de nous rendre compte de la signification de ses parties.

La famille des Notommatidés est celle où l'appareil présente les formes les plus nombreuses et les plus variées. Au type complet que nous avons décrit chez *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* (fig. XII, *A*), il faut rapporter celui des autres espèces du même sous-genre qui n'en diffèrent que par des détails : dans *N.* (*Copeus*) *copeus* (Ehrbg.) (*B*) où LEYDIG (**1854**) l'a bien décrit, il ne renferme généralement pas de bacté-

roïdes, même au niveau de l'œil (qui a été oublié par erreur dans la figure), mais est flanqué de deux lobes sub-cérébraux beaucoup plus courts que lui, et en renfermant chacun un amas très serré qui apparaît d'abord comme une seule masse noire.

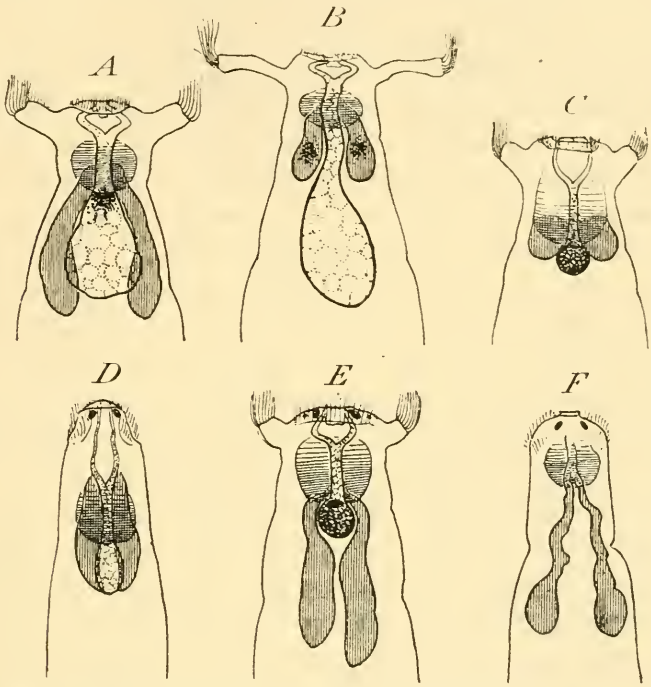


FIG. XII. Schéma des principaux types d'appareil rétro-cérébral chez les Notommatidés, *A, Notommata (Copeus) pseudocerberus ; B, Notommata (Copeus) copeus ; C, Notommata aurita ; D, Diglena forcipata ; E, Eosphora aurita ; F, Diglena clastopis.*

Dans *N.* (*Copeus*) *collaris* (Ehrbg.) et *N.* (*Copeus*) *cerberus* Gosse, les lobes sont encore plus petits, mais il y a de la matière opaque disséminée dans les trois parties ; on voit nettement dans le sac que les grains sont situés entre les vacuoles, dont ils dessinent les contours (1). Les autres *Copeus* que je n'ai point rencontrés présentent d'après les descrip-

(1) C'est sans doute dans *N. collaris* que le sac atteint son plus grand développement, puisque je l'ai vu chez un individu s'étendre dans toute la longueur du tronc et venir se mettre en rapport avec l'intestin!

tions des auteurs des caractères analogues, sauf bien entendu le petit *C. caudatus* Collins qui n'a aucun rapport avec les autres espèces. *Notommata saccigera* Ehrbg. dont je n'ai vu qu'un exemplaire présente aussi un sac très grand et vacuolaire ; elle doit peut-être rentrer dans le sous-genre *Copeus*.

Un intermédiaire avec les formes suivantes est fourni par *Eosphora aurita* (Ehrbg.), qui présente (fig. XII, *E*) un sac petit, renfermant en général des bactéroïdes disséminés : c'est celui de *N. pseudocerberus* réduit à la partie voisine de l'œil ; les vacuoles restent distinctes dans les conduits et s'y colorent indépendamment. Très intéressant est le rapport de ceux-ci avec les yeux antérieurs qui lui sont juxtaposés (ils ont été pris par des nerfs par Eckstein (**1883**), mais bien reconnus par Tessin (**1890**) : il existe au côté externe de chaque orifice un œil muni d'un cristallin et un peu en dehors une petite tache pigmentaire, qui en est dépourvue, de sorte qu'on pourrait parler de cinq yeux dans cette espèce, comme Stenroos (**1898**) dans son *Eosphora viridis*, très certainement identique.

Les lobes de la glande sont fort longs, pédiculés, et descendent jusque vers le milieu du corps ; du moins en est-il ainsi chez les individus que j'ai rencontrés aux environs de Bourg (Ain), tandis que dans ceux de la région parisienne ils sont fort courts, peu distincts du cerveau, et renferment chacun, même sur des animaux normaux, une grosse vacuole qui prend faiblement tous les colorants vitaux ; il semble y avoir là au moins deux variétés. Je n'ai pas eu le loisir de rechercher si elles diffèrent par d'autres caractères.

Ce dernier type est déjà celui de *Notommata aurita* (Müller) bien connu dès longtemps, puisque cet auteur (**1786**) aperçut déjà dans la tête une masse opaque qu'il semble d'ailleurs confondre avec le mastax. Un très petit sac (fig. XII, *C*) bourré de bactéroïdes souvent assez abondants pour le rendre absolument noir en lumière transmise, la « bourse à calcaire » d'Ehrenberg et des auteurs suivants, a été regardé par la plupart d'entr'eux comme partie intégrante du cerveau (Plate,

1886*b*), voire comme un otocyste (HUXLEY, **1878**), bien que ses conduits, où les bactéroïdes s'engagent quelquefois, mis en doute par ECKSTEIN (**1883**) aient été aperçus par LEYDIG (**1854**) et TESSIN (**1890**) qui adopte l'idée d'HUXLEY et que STEIN (**1872**) en ait fait une glande à venin s'ouvrant près de la bouche. La glande sub-cérébrale est peu développée, et surtout confondue avec le cerveau en une seule masse faiblement bilobée sur laquelle repose le sac, qui ne se distingue sur le vivant que par la présence de quelques noyaux à gros karyosomes comme n'en ont jamais les cellules nerveuses ; sur les coupes elle est aisée à identifier ainsi que ses conduits dont les rapports sont normaux. Personne jusqu'ici ne l'avait aperçue, et moi-même je l'avais encore méconnue dans ma première note à ce sujet (**1905***c*). Ce type est le plus fréquent dans les *Notommata* proprement dites : *N. cyrtopus* Gosse, *N. tripus* Ehrbg., *N. torulosa* (Dujardin), *N. grönlandica* Bergendal où cet auteur a vu le conduit bifurqué, pour ne citer que celles que j'ai vues moi-même : on pourrait en compiler beaucoup dans la littérature. Dans toutes le rapport avec l'œil est très étroit. Citons encore *Furcularia melandocus* Gosse d'après BILFINGER (**1894**) qui la regarde comme une *Notommata* bien que dépourvue d'œil et signale le prolongement supérieur bifurqué, *Tophrocampa annulosa* Gosse et plusieurs espèces voisines, *Monommata longiseta* (Müller) où l'appareil est très réduit, mais bien reconnaissable, etc.

Dans une autre série d'espèces, le sac ne renferme pas, ou exceptionnellement, de bactéroïdes, ce qui le rend impossible à découvrir sans coloration pour un œil non prévenu. Par exemple *Diglena forcipata* Ehrbg. (fig. XII, *D*) où il n'avait pas, avant mon travail (**1907***a*), été soupçonné, bien que les vacuoles très distinctes aient parfois une réfringence propre qui les met en évidence avant l'action du colorant, et qui ne doit pas les faire prendre pour des bactéroïdes ; en l'absence d'œil occipital, les deux yeux frontaux sont en rapport avec les conduits comme les supérieurs d'*E. aurita*. Même type

chez *Proales decipiens* (Ehrbg.), remarquable par la position asymétrique sur le cerveau de l'œil, qui n'est pas en rapport avec le sac. Dans ces types la glande est peu développée et confondue apparemment au cerveau, ainsi que le sac lui-même. Dans d'autres au contraire, se rattachant facilement aussi à celui d'*E. aurita*, il arrive que le sac soit peu développé et la glande très longue : ainsi *Taphrocampa Saundersœ* Hudson où le sac, très réduit, a ses conduits en rapport avec les deux corps réfringents situés au bord supérieur de la tête (comme dans le g. *Distemma* où sans doute il faudrait placer cette forme), ce qui permet de les regarder comme de véritables yeux sans pigment, assimilation contestée jusqu'ici ; mieux encore *Diglena clastopis* Gosse (fig. XII, *F*) où je n'ai pu déceler le sac, tandis que les lobes pédonculés de la glande descendent si bas qu'on peut les confondre avec les glandes gastriques et renferment souvent une vacuole.

Une mention spéciale doit être faite de l'*Eosphora digitata* Ehrbg, où j'ai fait connaître (**1905***a*) la disposition : sac et glandes sont bien distincts quoique très petits, et les dernières renferment seules chez le jeune des amas de bactéroïdes qui simulent deux yeux à droite et à gauche du principal et disparaissent chez l'adulte. Enfin, dans toutes les petites formes de *Proales*, *Furcularia*, *Diaschiza*, où l'appareil rotateur subit une involution manifeste, on ne trouve en général pas trace d'appareil rétro-cérébral : parfois une coloration d'un ou deux points saillants dans la couronne qui pourraient représenter le dernier reste des conduits comme dans *Pterodina*.

La famille, après la précédente, où l'appareil rétro-cérébral est le plus développé, est celle des Euchlanidés. Dans le g. *Euchlanis*, toutes les espèces le possèdent comme celles que nous avons décrites avec des variations insignifiantes de forme et de taille, et Rousselet (**1895**) l'indique dans sa *Diploïs trigona*.

Dans les Cathypnidés, où l'observation est très difficile vu la grande contractilité des animaux, *Cathypna ungulata*

Gosse, dont la grande taille favorise l'étude, montre sur le vivant un bourrelet dorsal ayant les rapports du sac d'*Euchlanis* mais beaucoup plus petit et moins vacuolaire, où sont épars des grains du pigment rouge de l'œil ; je n'ai pu le colorer vitalement, mais les coupes mettent sa nature hors de doute (fig. 22, pl. III). Il est divisé en deux parties étroitement accolées ; la ventrale (*gs*), qui correspond à la glande, n'a qu'un ou deux noyaux dans un protoplasma homogène, la dorsale (*s*) est criblée de petites vacuoles à contours verts avec quelques noyaux au milieu : elle est l'homologue d'un sac qui se prolonge dorsalement au cerveau et se termine au sommet de la tête (il n'y a pas de ceinture circum-apicale en arrière), par deux tractus vert vif. Nous avons ici un cas où le sac commence à se séparer de la glande par vacuolisation de la partie dorsale, mais n'a encore que la sécrétion de celle-ci. *Monostyla bulla* Gosse paraît avoir la même disposition. Enfin notons la présence chez *Distyla Ludwigi* Eckstein d'après cet auteur (**1883**) de deux grandes cellules piriformes accolées aux deux yeux supérieurs qui pourraient bien représenter un type particulier et primitif d'appareil rétro-cérébral.

Chez les Coluridés où l'appareil était jusqu'à ma note de **1905***c* complètement inconnu, j'ai pu déceler sa présence par la coloration vitale : à peu près comme dans *Notommata*, un petit sac (mais très réduit et sans bactéroïdes) avec deux conduits s'ouvrant un peu en avant de la base du capuchon céphalique qui correspond au petit crochet cuticulaire de cette espèce. *Metopidia solidus* Gosse, *lepadella* Ehrbg., *triptera* Ehrbg. me l'ont montré, et on le décèlerait sans doute dans d'autres espèces. Chez *Colurus* je n'ai pu arriver à le mettre hors de doute que dans *C. bicuspidatus* Ehrbg. et *C. leptus* Gosse. *Stephanops* ne semble en montrer aucune trace. Dans les Dinocharidés, les *Dinocharis* et *Scaridium longicaudum* Ehrbg. pas davantage ; mais dans *Sc. eudactylotum* Gosse que je n'ai pas rencontré, la figure de cet auteur (**1886**) montre très nettement un véritable sac analogue à celui des *Euchlanis*.

Chez les *Salpina* j'ai vu quelques points colorables dans la couronne, mais n'ai point approfondi leur étude.

Les Rattulidés nous montrent un développement très variable d'une espèce à l'autre : *Diurella stylata* Eyferth est le seul où la chose saute aux yeux (1), bien que méconnue jusqu'ici, mais on retrouve l'appareil dans plusieurs autres, en le cherchant avec soin, et une étude approfondie le montrerait peut-être dans la majorité des formes : *Diurella porcellus* (Gosse), *Rattulus longisetus* (Schrank) et *R. bicristatus* (Gosse) me l'ont montré très nettement. J'ai pu faire du dernier des coupes très intéressantes au point de vue des rapports du sac et de la glande. L'ensemble est impair et légèrement asymétrique. Sur les coupes à partir de l'extrémité supérieure (pl. VIII, fig. 108) on ne trouve d'abord qu'un petit tractus d'un vert uniforme, tout à fait semblable à celui de la glande sub-cérébrale. Plus bas, là où il se dilate, apparaît en arrière de lui une petite cellule vacuolisée qui est évidemment un vestige du sac (*s*). Enfin, il s'élargit en une véritable glande composée d'une masse verte homogène, non vacuolisée, entourée surtout en arrière de protoplasma nucléé et dont la partie supérieure (fig. 109 *gs*) est étranglée elle-même en deux parties, l'antérieure se continuant avec le conduit déjà décrit, la supérieure encore entourée de protoplasma, avec la petite masse vacuolisée. Nous avons donc ici la prédominance de la glande sub-cérébrale sur un sac rudimentaire qui n'en est qu'une partie. J'ai déjà dit que la papille dorsale, si fréquente dans les formes de cette famille, et dont PLATE faisait l'homologue de la trompe des Bdelloïdes, n'était autre chose que la papille d'abouchement du sac.

On rencontre une semblable papille aussi dans le g. *Ascomorpha* où l'*A. ecaudis* Perty m'a montré par coloration vitale l'existence d'un petit sac. Les trois espèces de *Gastropus*, *G. hyptopus* (Ehrbg.), *G. minor* (Rousselet) et *G. stylifer* Imhof

(1) Chez *Rattulus lophoessus* (Gosse), il est très nettement indiqué par BILFINGER (1894) et WEBER (1898).

présentent un petit sac semblable à celui des *Notommata* derrière l'œil, renfermant des bactéroïdes et flanqué de deux cellules sub-cérébrales arrondies (PLATE **1886***b* indique dans le premier un cerveau bilobé avec œil au milieu, et BERGENDAL, **1892**, a vu le sac dans *Gastropus minor* Rousselet où cet auteur, **1891**, l'a bien décrit). Je n'ai aucune donnée sur les *Anapus*. Citons ici *Microcodon* où la coloration vitale, sur un ou deux individus seulement il est vrai, n'a rien donné.

La série des Asplanchnidés est très intéressante par la parfaite graduation des intermédiaires. De *Dinops eupoda* (Gosse) nous savons seulement par WESTERN (**1891**) qu'il présente sur le cerveau deux taches noires comme celles que nous avons vues chez la jeune *Eosphora*, mais permanentes. Chez *Triphylus lacustris* (Ehrbg.) les mêmes taches (amas de bactéroïdes) existent chez le jeune et disparaissent chez l'adulte, ce qu'avait déjà vu EHRENBERG (**1838**); l'appareil est fort analogue à celui d'*Eosph. digitata ;* on y remarque aussi une certaine continuité entre les parties, la glande n'étant que la face inférieure du sac. Chez *Asplanchnopus multiceps* (Schrank) encore deux taches noires visibles de part et d'autre de l'œil chez le jeune et le mâle ; mais elles sont très fugitives et l'appareil qui les porte est réduit à une petite masse protoplasmique non colorable vitalement; LEYDIG (**1854**) et PLATE (**1886***b*) indiquent aussi un amas de corpuscules opaques en rapport avec l'œil, ce dernier même d'autres près des yeux latéraux, sur le bord de la couronne. Enfin chez *Asplanchna* plus la moindre trace.

Dans la série qui commence par les Hydatinidés, nous trouvons dans *Hydatina* l'appareil déjà décrit fort net bien que rudimentaire. Il est encore plus net dans le g. *Rhinops* où les deux nerfs décrits depuis longtemps comme aboutissant à l'extrémité de la trompe près des yeux sont en réalité ses conduits ; on les suit jusqu'à une masse dorsale au cerveau. Je n'ai pu les colorer, il est vrai dans un unique essai. La trompe représente en effet la protubérance dorsale de la plaque buccale chez *Hydatina* et *Brachionus ;* elle porte ventralement les cils fins

de cette plaque (nue en son milieu), mais rien dorsalement car la ceinture circum-apicale a disparu. Comme l'avait soupçonné Zelinka (**1886**), contredit par Plate (**1889**), son sommet est bien le point apical et son analogie avec la trompe des Bdelloïdes, lointaine vu le type tout différent d'appareil rotateur, peut être soutenue. Au contraire *Notops* n'a plus trace d'un appareil rétro-cérébral. Chez *Brachionus*, Vogt et Yung (**1888**) parlent dans *Br. pala* (Müller) d'une vésicule accolée à l'œil qui pourrait le représenter, mais je n'ai jamais pu la trouver dans cette espèce ni dans aucune autre. Seul *Br. militaris* (Ehrbg.) présente une longue cellule piriforme, déjà vue par Cohn (**1856**) qui passe sur l'œil et a tout à fait les rapports d'un sac, mais dont je n'ai pu trouver avec certitude les réactions caractéristiques. Les *Anuræa* ne montrent rien non plus, mais *Anuræopsis hypelasma* (Gosse) a un sac très net, proportionnellement aussi développé que chez *Euchlanis;* je n'ai jamais réussi à le colorer et partant à déceler des conduits, et la ténuité de l'organisme s'oppose malheureusement aux coupes.

Synchæta est un exemple intéressant de la variété de ces formations dans un même genre : *S. oblonga* Ehrbg. que nous avons décrite est un cas moyen. *S. pectinata* Ehrbg., la plus commune et la mieux étudiée n'en a pas la moindre trace, non plus que *S. stylata* Wrski., *S. grandis* Zach., *S. tremula* Ehrbg. Au contraire les formes marines : dans *S. vorax* Rouss. que je n'ai pu malheureusement étudier vivante ni couper, j'ai vu un sac creux et vacuolaire aussi gros que le cerveau auquel il est accolé. Dans *S. triophthalma* Laut. et *S. littoralis* Rouss., les figures des auteurs (Rousselet **1902**, Lauterborn **1905**, Lie-Pettersen, **1905**) montrent clairement que le canal bifurqué et rempli de pigment rouge qui rattache l'œil impair aux deux autres ne peut être que le conduit du sac, à l'intérieur duquel nous avons déjà observé la diffusion du pigment chez *Notommata*, *Cathypna*, et *S. oblonga*. Les descriptions de Bergendal (**1893**) et de Bilfinger (**1894**) sur *Plœsoma*

triacanthum (Bgdl.) font soupçonner un appareil rétro-cérébral chez cette forme et j'ai pu en mettre un en évidence, un peu plus développé que chez l'Hydatine et bien colorable vitalement chez *Pl. Hudsoni* (Imhof). *Polyarthra*, *Triarthra* ni *Pedalion* n'ont rien de semblable ; *Pterodina* montre le rudiment que nous en avons décrit chez *Pt. clypeata* (Müller) et de façon moins constante chez *Pt. elliptica* Ehrbg. où j'ai même vu quelquefois une masse dorsale accolée au cerveau renfermant des grains colorables vitalement.

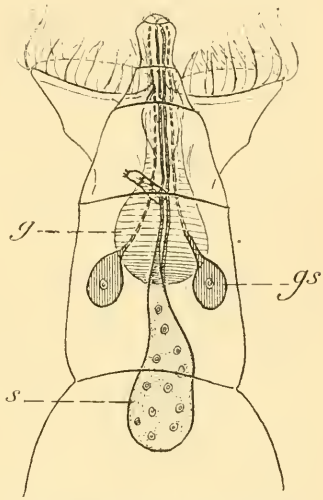


Fig. XIII. Appareil rétro-cérébral de *Callidina socialis* Kell., vue dorsale (demi-schématique).

Chez les Floscularіens, nous trouvons encore l'appareil bien développé dans *Stephanoceros*, et en dehors de lui d'après la description de Montgomery (**1903**) chez *Floscularia Conklini* Montgomery et *Fl. coronetta* Cubitt que je n'ai pas rencontrées ; les Apsilidés semblent n'en avoir aucune trace, de même que les Mélicertiens où rien dans les descriptions des auteurs, ni dans mes observations personnelles, n'en peut faire soupçonner l'existence.

Jusqu'à une époque toute récente, j'avais cru qu'il en était de même chez les Bdelloïdes, groupe homogène et bien connu au point de vue anatomique. Il manque certainement chez les espèces si soigneusement décrites par Zelinka (**1886**, **1888** et **1892**). En **1907***a*, j'écrivais en parlant de l'appareil rotateur des Philodinidés : « Si ces animaux avaient un sac rétro-cérébral, c'est au sommet de la trompe qu'il s'ouvrirait ». J'ai eu récemment la surprise et la satisfaction de trouver chez *Callidina socialis* Kell. un appareil rétro-cérébral bien développé et présentant les rapports que j'avais annoncés ; je n'ai encore pu l'étudier que sommairement. Il est vraisemblable qu'on le

retrouvera chez d'autres formes de ce groupe, dont je n'ai étudié absolument que cette espèce. Il se compose (fig. XIII) d'une masse protoplasmique homogène, allongée et aplatie, parsemée de nombreux noyaux du type habituel, qui recouvre le mastax et peut être prise au premier abord pour une glande dorsale de cet organe, avec lequel elle n'a, en réalité, aucun rapport. Sur le vivant, son extrémité supérieure effilée se perd dans les cellules de la couronne au niveau du cerveau sur lequel elle se moule ; deux petites masses rondes *gs* l'accompagnent à ce niveau et s'insèrent indépendamment sur celui-ci. La coloration vitale met en évidence des mouchetures dans ces trois parties, quand les autres tissus n'en présentent pas, mais ne permet pas de déceler des conduits. Au contraire sur les coupes on en voit partir en haut 3 ou 4 (ils semblent se fusionner par places) tractus très grêles, onduleux, prenant le lichtgrün avec intensité ce qui les distingue des muscles dont ils ont le calibre ; ils entrent en rapport très intime avec la face dorsale du cerveau, paraissant même pénétrer dans sa substance (pl. VII, fig. 92 *cg*), puis montent librement dans la trompe et viennent se terminer, à l'extrémité de celle-ci, sous la double lamelle cuticulaire homologue du crochet des *Diglena*, etc. Nous avons donc là un cas où le sac et la glande sont à peu près semblables.

Il est intéressant de remarquer que dans les *Rotifer* la position des yeux est exactement celle du g. *Diglena*, ce qui fait soupçonner un rapport, primitif tout au moins, avec des conduits ; de fait chez *R. tardus* Ehrbg. ils s'égrènent en deux traînées de pigment qui paraissent dessiner ceux-ci comme dans certaines *Synchæta*. Je n'ai pu m'assurer par les coupes de ce qu'il en est. Il sera très intéressant aussi de le rechercher dans les deux Bdelloïdes aberrants, *Adineta* et *Microdina*. Enfin, chez les Seisoniens, il ne paraît pas y en avoir, à moins qu'on ne considère comme telles les glandes s'ouvrant en arrière de la bouche près de deux petites tigelles cuticulaires, décrites par Plate (1887) chez *Paraseison* (elles semblent beaucoup moins déve-

loppées chez *Seison*, voir figure 4, p. 38) ; ceci serait à déterminer par une étude plus approfondie, mais en tout cas elles ne prennent pas les colorants vitaux dans ce dernier genre.

Cette revue rapide nous permet de nous faire une idée de la fréquence de l'organe rétro-cérébral chez les Rotifères. Sur les 27 familles que nous avons admises dans la classe, j'ai reconnu sa présence avec certitude dans 15 au moins (d'après des observations personnelles sauf pour les Dinocharidés), plus une ou deux où elle reste incertaine. Il n'est point inutile de remarquer que jusqu'à mes notes préliminaires il n'avait été décrit et reconnu — pas toujours — comme organe distinct, que dans trois d'entre elles : Notommatidés, Euchlanidés et Floscularidés, et que je n'ai pu étudier que peu ou pas plusieurs de celles où il n'est point encore décelé : Microcodonidés, Anapodidés, Adinétidés et Microdinidés. Si nous nous limitons aux Ploïmes, la proportion est encore plus forte : 12 sur 19, soit presque les deux tiers. Une statistique portant sur les genres n'aurait pas grand intérêt, beaucoup de ceux-ci étant mal fondés et renfermant actuellement un grand nombre d'espèces sans affinités réelles. Une seconde remarque est que ces familles ne forment point un groupe naturel, primitif ou évolué, s'opposant à celles qui n'en ont pas ; elles sont disséminées dans toute la classification. Si l'on met à part les Mélicertiens et Seisoniens, aucun des groupements naturels de familles que nous nous sommes efforcés de constituer (voir p. 41) n'en est dépourvu. En Anatomie comparée ceci, joint à l'identité fondamentale de sa constitution, permet déjà de le regarder comme ayant existé chez l'ancêtre du groupe, sa constitution *ex nihilo* chez des formes aussi différentes qu'une *Notommata*, une *Diurella* ou un *Stephanoceros* indépendamment étant invraisemblable. Nous sommes donc arrivés à cette idée que dans les Rotifères qui n'ont pas d'appareil rétro-cérébral (1) cet organe a disparu,

(1) On pourrait à la rigueur les envisager comme s'étant détachés de la souche commune avant l'acquisition de cet organe ; mais la chose est rendue invraisemblable par leurs étroites affinités avec des formes qui en ont et leur évolution autant ou plus accentuée pour les autres organes.

idée que nous étaierons de trois arguments qui peuvent le faire regarder comme en voie de régression :

1° La très grande variabilité dans l'intérieur d'une famille ou d'un genre, dont nous avons vu des exemples nombreux ; il suffit de citer les genres très naturels *Diurella* et *Synchœta* où, à côté de formes où il est très développé, d'autres n'en ont qu'un rudiment et d'autres pas la moindre trace. De même pour les familles : il n'en est pas une seule, sauf peut-être les Euchlanidés, où il soit également développé dans toutes les espèces, et tous les degrés sont juxtaposés sans ordre. Il y a même, nous l'avons vu chez *Hydatina* et *Stephanoceros* par exemple, une variabilité individuelle, si fréquente pour tous les organes témoins. — 2° son existence dans tous les groupes chez les formes les moins différenciées d'une série, tandis qu'il disparaît dans les plus évoluées. La chose est frappante dans la série qui va des Hydatinidés aux Brachionidés-Anuræinés, mieux encore dans celle des Notommatidés-Asplanchnidés. Les groupes ou familles qui en manquent totalement ont toujours des caractères de haute spécialisation. Ce n'est pas d'ailleurs qu'on ne le rencontre aussi à l'état sporadique chez des formes très spécialisées comme les Floscularіens, les Rattulidés, *Callidina socialis*, mais toutes les fois qu'on peut établir des étapes de différenciation croissante, il est plus développé dans les premières. Au contraire, la famille des Notommatidés, si plastique et si primitive par tant de caractères, en est le lieu d'élection. — 3° enfin le fait, moins important car il peut tenir à des changements physiologiques, que chez certaines formes comme *Eosphora*, *Triphylus*, *Asplanchnopus*, il est plus apparent, au moins par la présence des amas bactéroïdes, à l'éclosion que chez l'adulte. L'absence de changements bien prononcés entre le jeune et l'adulte des Rotifères explique qu'on n'en trouve pas de cas plus nombreux et plus nets, et les derniers stades du développement intra-oval où l'on pourrait peut-être le constater chez les formes qui en sont privées à l'état adulte ne sont connus, d'ail-

leurs très sommairement, que dans une Callidine qui n'en possède pas par le travail de ZELINKA (**1892**).

Nous pouvons donc conclure par cette proposition que j'ai déjà énoncée en **1906***b*, et considère à présent comme suffisamment démontrée : l'appareil rétro-cérébral est un organe commun à tout le groupe des Rotifères et caractéristique de leur anatomie, aussi bien que le pied ou l'appareil rotateur qui dispa-

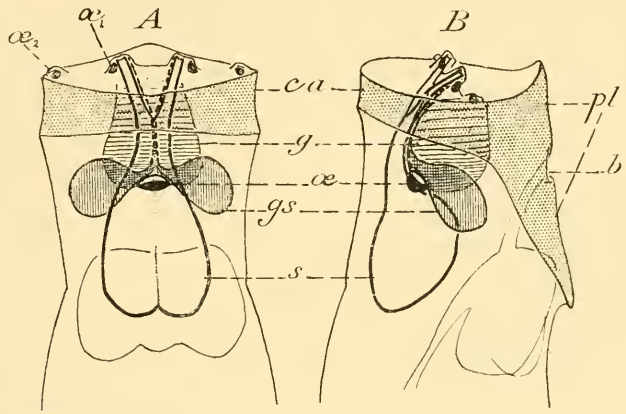


FIG. XIV. Schéma général de l'appareil rétro-cérébral, de la position des yeux et de l'appareil rotateur chez les Rotifères. A, vue dorsale; B, vue latérale.

raissent également, quoique plus rarement, chez certaines formes spécialisées. Il est aujourd'hui en voie de régression dans la plupart des espèces et totalement disparu chez beaucoup ; c'est dans les Ploïmes qu'il a gardé la plus grande extension. Il est vraisemblable que l'étude anatomique approfondie en décèlera encore des traces chez un grand nombre d'autres, même dans les groupes où il paraît totalement manquer.

Nous avons vu qu'à son maximum de développement, l'appareil rétro-cérébral comprend (fig. XIV) un *sac rétro-cérébral* (*s*), impair mais avec des traces de bifidité au moins dans son abouchement antérieur, presque toujours double, et une *glande sub-cérébrale* (*gs*) le plus souvent paire. Ces deux parties sont fort distinctes, non par la nature de leur protoplasma et de leur noyau, qui est la même dans toute glande

de Rotifère, mais par celle de leur sécrétion, ses réactions aux colorants vitaux et non vitaux. Toutes les formes plus simples sont, en conformité avec ce que nous venons de dire, des formes de régression de celle-là, soit que l'atrophie frappe également les deux parties, soit qu'elle porte surtout sur l'une, de préférence le sac : les cas où celui-ci existerait seul, sauf *Stephanoceros* qui est très à part, concernent des formes trop petites pour qu'on ait pu chercher utilement la glande.

Il nous faut maintenant nous demander quelles ont pu être les étapes de constitution de ce complexe et si ses deux parties sont essentiellement distinctes et irréductibles. Nous avons déjà une série de données qui protestent contre une opposition trop absolue : le réseau séparant les vacuoles du sac a exactement l'aspect et les réactions du conduit de la glande et quelquefois il s'épaissit ou paraît diffus et le contenu du sac prend le lichtgrün de façon presque massive. Bien plus, au point de vue morphologique, les deux sont étroitement unis, le tractus de la glande (fig. 19 et 20, pl. III) paraissant une simple condensation locale du réseau. Le sac prend d'habitude les colorants vitaux que ne prend pas la glande : mais nous avons vu des cas où le sac ne se colore pas et d'autres (la seconde variété d'*Eosphora aurita* et *Diglena clastopis*, mais surtout *Diurella stylata*), où la glande et même ses conduits se colorent. Les colorations vitales ne prouvent d'ailleurs rien sur l'identité chimique des deux produits, nous le verrons assez par la suite. Plus importante comme indice de parenté chimique est la présence des grains bactéroïdes qui peuvent se rencontrer dans les deux, souvent à la fois, avec les mêmes caractères.

Il est donc probable, que dans une glande d'abord unique, s'est ajouté à un produit de sécrétion acidophile un autre produit peu colorable et légèrement métachromatique qui l'émulsionne pour ainsi dire et le refoule dans un coin ventral ; la séparation des protoplasmas a suivi celle des sécrétions ; elle est encore incomplète chez *Triphylus*. Ce dédoublement

se retrouve chez *Rattulus bicristatus* où la portion vacuolaire très restreinte est en continuité avec le reste de la paroi, et chez *Cathypna ungulata* où les deux parties ont à peu près la même importance. Ces formes sont d'ailleurs des régressions, car le produit élaboré dans les vacuoles n'y arrive pas à l'extérieur. Enfin, la sécrétion la plus ancienne subsiste seule dans des formes plus régressées comme *Hydatina* et *Callidina* bien que dans celle-ci il semble y avoir encore séparation en trois parties, mais qui sont semblables.

Quelle est maintenant l'origine de cette double glande ? Sa position souvent très basse qui la met en contact avec le tube digestif, surtout avec le cerveau, ne doit pas nous faire illusion : les homologies d'une glande sont indiquées par les rapports de ses conduits, et il est manifeste qu'il s'agit ici d'une différenciation de l'ectoderme apical sur lequel ils viennent déboucher ; sur ce rapport fondamental que met en lumière la figure XIV, j'ai trop insisté, en **1907***a* surtout, pour qu'il soit nécessaire d'y revenir. La structure si particulière des deux parties n'est au fond qu'une structure de glande unicellulaire assez banale, avec les particularités communes à tous les tissus de Rotifères : la similitude d'une glande subcérébrale avec certaines glandes muqueuses à col très allongé et réduit à une traînée de sécrétion comme on en connaît chez les Triclades, les Néoméniens, etc., est indéniable. Le sac reste un peu à part par ses vacuoles soufflées pour ainsi dire au milieu d'une sécrétion différente (qui les entoure déjà au sein du protoplasma formateur), mais on lui trouverait des analogues dans certaines cellules à grains de sécrétion se transformant en vacuoles et nous l'avons déjà rapproché de certaines cellules des glandes salivaires de l'Escargot (Pacaut et Vigier) et des cellules de Paneth (Nicolas). Nous conclurons donc que l'appareil rétro-cérébral est apparu comme un renflement glandulaire de l'ectoderme dans l'aire apicale non ciliée. On a vu que la plupart des renflements situés à la base des cils renferment fréquemment des vacuoles et des grains colorables

intra vitam et sur coupes, et que certaines différenciations plus constantes et plus précises apparaissent chez quelques formes comme l'Hydatine : les tractus colorables en rapport avec les nerfs et surtout la cellule externe, dont le rapport intime avec la néphridie est intéressant vu sa constance. Plate (1886), qui d'ailleurs avait méconnu la nature et l'anatomie du sac chez *Euchlanis* le considérait déjà comme un coussinet plasmodial comme les autres, agrandi et vacuolisé. Le critérium embryologique manque malheureusement à ces déductions, mais je crois pouvoir affirmer que quand on étudiera le développement d'une de ces formes on verra l'appareil naître d'une invagination des cellules syncipitales.

Trouver des analogues à cette formation dans les groupes voisins n'est pas chose impossible : des différenciations glandulaires apicales et en rapport intime avec le système nerveux sont fréquentes chez les Vers et Vermidiens : il suffit de citer l'organe nucal de beaucoup d'Annélides, l'organe supérieur des *Convoluta*, les fentes céphaliques des Némertes et l'organe neuro-glandulaire antérieur du cyphonaute qui est éloigné de la plaque syncipitale de cette forme, mais a bien les rapports du cerveau des Rotifères avec ses annexes. Dans aucun cas d'ailleurs l'analogie ne peut être poussée bien loin, la structure intime étant fort différente. Enfin pour ceux que Kleinenberg a spirituellement qualifiés d' « Achsenzoologen », je ferai observer que les glandes sub-cérébrales primitivement paires, qui représentent pour nous la première ébauche de l'organe, sont très analogues par les caractères de leur sécrétion aux glandes du pied, auxquelles est fréquemment annexé un ganglion et dont l'orifice est entouré de cils chez les jeunes Rhizotes et *Pterodina* : on pourrait voir dans cette similitude des deux extrémités une ébauche de cette « symétrie transverse » sur laquelle on a fondé des déductions si aventurées chez les Amphineures ou les Onychophores.

Il nous resterait à parler du rôle de cet appareil, parfois si développé et relativement si constant, dans la physiologie de

l'animal ; ici nous sommes en plein inconnu. On peut faire néanmoins les réflexions suivantes : il est probable que la sécrétion du sac et celle de la glande, dans les formes où elles sont séparées, n'ont pas le même rôle. Dans *Euchlanis* l'abondance de la première, l'existence d'une musculature puissante pour son expulsion, indiquent que la sécrétion est active. La première idée qui vient à l'esprit à la vue des papilles est celle d'organes adhésifs ; mais nul n'a jamais vu un Rotifère se fixer de cette façon ; l'idée d'une glande à venin émise par Stein n'est pas plus confirmée par l'observation, et la contraction du sac sous l'influence d'une violente excitation ne suffit pas pour la soutenir. D'autre part, le fait que la sécrétion reste dans l'eau à l'état de vacuoles qui se désagrègent lentement semble prouver qu'elle n'est pas destinée à une action extérieure. On ne peut guère lui attribuer, par élimination, qu'un rôle d'excrétion. Enfin, sur certaines coupes, les rapports du conduit de la glande avec le plateau également coloré par le lichtgrün qui recouvre les cellules de la plaque buccale sont frappants, et ils semblent parfois se continuer l'un avec l'autre : cela rappelle certaines figures données par Prenant (**1905**) sur les intermédiaires entre les cellules muqueuses et ciliées. Il se pourrait que cette sécrétion eût un rôle dans l'action des cils, peut-être de lubréfaction : la glande paraît plus développée chez les animaux rampants.

Chez les *Notommata* l'activité sécrétoire du sac paraît beaucoup diminuer, au moins dans les « bourses à calcaire » de *N. aurita* et formes voisines, comme en témoigne l'exiguïté des conduits et le faible développement du protoplasma. Visiblement ce sont les bactéroïdes, troisième sorte de sécrétion, qui prennent le rôle principal. Vu leur solubilité dans tous les réactifs, ils paraissent formés par une substance peu complexe telle que celles qui dérivent de la désassimilation des albuminoïdes et leur analogie est frappante avec ceux que nous rencontrerons dans l'intestin, surtout des jeunes (à rapprocher de leur présence chez le jeune seulement chez *Eosphora digitata*

et autres). Nous voilà donc ramenés à une excrétion, un dépôt dans certaines cellules de produits destinés à être éliminés lentement, ou à rester là jusqu'à la mort de l'animal. Leur variabilité assez grande d'un individu à l'autre, et souvent chez le même suivant les causes influant sur la nutrition, trouve là son explication.

Nous arrivons enfin aux rapports du sac avec le cerveau et les yeux qui sont, comme nous l'avons vu, d'une constance très remarquable et que n'expliquent pas ces considérations. On peut ramener toutes les positions des yeux chez les Rotifères à un schéma calqué sur la disposition de l'appareil (fig. XIV) : l'œil occipital ($\varkappa$) parfois double, au contact du cerveau et du sac, les yeux supérieurs ($\varkappa_1$), quand il y en a, à l'extrémité de ses conduits comme chez *Diglena forcipata*, *Eosphora aurita* *Pterodina* etc. Il faut ajouter deux yeux plus externes ($\varkappa_2$) aux deux extrémités de la couronne surtout chez les jeunes Rhizotes, les Triarthridés, *Eosphora digitata* et les Asplanchnidés, mais qui pourraient bien correspondre aux tractus colorables de l'Hydatine à ce niveau et près desquels Plate a vu des grains opaques chez *Asplanchnopus* (1). Un rôle dans la vision n'est pas niable, surtout, mais non uniquement, dans les formes à bactéroïdes : il est très remarquable que chez les *Notommata*, comme nous l'avons indiqué pour *N. pseudocerberus* où ils sont absolument groupés à son contact, ces grains restent localisés en dessous de l'œil et ne soient presque jamais entraînés dans les conduits avec la sécrétion. On ne peut leur attribuer le rôle de choroïde que ne pourrait jouer un corps transparent et très réfringent qui servirait plutôt de réflecteur. En tout cas, ils ont sûrement une autre raison d'être, puisqu'on les trouve dans le reste du sac et les lobes de la glande ; mais il est vraisemblable que des amas d'excrétion ont pu acquérir secondairement un rôle dans la vision. Un fait important est la diffusion fréquente du pig-

(1) La coloration des taches oculaires par le neutralrot dont parle Ruzicka (1907*a*) doit être interprétée sans doute comme une coloration des conduits qui les touchent.

ment rouge de l'œil à l'intérieur du sac chez certaines formes. Sa sécrétion servirait-elle à l'élaboration de celui-ci? Il ne paraît pourtant pas se renouveler chez l'adulte. Rappelons toutefois que les pigments sont dans un grand nombre de cas des corps d'excrétion. Quant à un autre rôle sensoriel possible, puisqu'il y a un sac étroitement uni au cerveau chez des formes sans yeux, il semble bien peu probable d'après la structure qu'il soit olfactif, comme on en attribue un d'habitude aux organes où les tissus nerveux et glandulaires se mêlent. Il y aurait pourtant lieu de chercher des terminaisons nerveuses dans ses parois par des techniques appropriées.

Quelle est l'importance systématique de l'appareil rétro-cérébral ? Ce que nous avons dit de sa variabilité, même à l'intérieur d'un même genre, montre qu'elle doit être assez faible. On ne saurait en effet songer à baser sur lui des coupures taxonomiques de quelque étendue. Mais il peut être d'un grand secours comme tout autre caractère facile à apprécier pour la fixation des affinités entre espèces voisines et l'établissement des séries naturelles. Il peut de même entrer dans la diagnose spécifique : la forme et la dimension du sac et des deux glandes bien développés sont choses constantes, ou peu s'en faut, dans la même espèce, et seront souvent d'un utile secours dans les Notommatidés où l'on manque parfois de bons critériums. La répartition des grains opaques dans l'un et dans l'autre peut être aussi invoquée, mais avec beaucoup plus de réserve et en faisant attention à l'influence de l'âge.

Il nous reste à donner quelques conseils pratiques : dans la description d'une espèce nouvelle ou ancienne, comment reconnaîtra-t-on ou décèlera-t-on l'appareil rétro-cérébral, en dehors bien entendu des cas où il saute aux yeux du premier coup ? Toutes les fois qu'il y a un œil occipital, l'existence d'une partie du cerveau dorsale et inférieure par rapport à celui-ci constitue déjà une présomption, qui augmente si elle est d'une structure différente de celle du vrai cerveau, creuse, vacuolaire,

ou renfermant des noyaux à gros karyosomes. Ne pas oublier d'ailleurs que, sauf dans les formes à appareil rotateur dilaté comme *Hydatina*, *Brachionus*, *Asplanchna*, le cerveau véritable est à peu près invisible sur le vivant et qu'un organe très développé dans la région est presque toujours un complexe rétro-cérébral. La coloration vitale change ces doutes en certitude et permet de déceler les conduits et leur point d'abouchement, très important pour les homologies de l'appareil rotateur. Se souvenir qu'il est bon de l'essayer sur plusieurs exemplaires et de la prolonger assez longtemps, car souvent elle commence par les conduits et met un certain temps à atteindre la partie principale, ou inversement s'établit dans le sac et ne s'engage dans les conduits que lors d'une contraction; ne pas oublier non plus que tout ce qui se colore n'est pas organe rétro-cérébral et que les vacuoles et grains colorables, si nombreux dans la couronne surtout quand l'animal a souffert, ne doivent pas être interprétés ainsi. Au cas où il n'y aurait aucune coloration, si la structure et les rapports de l'appareil sont assez caractéristiques, on ne saurait refuser de le reconnaître. Dans certains cas il peut être nécessaire, l'animal s'y prêtant, de recourir aux coupes et à la coloration au lichtgrün presque spécifique des conduits de la glande et souvent du sac; mais là le phénomène de l'inversion de coloration (que je n'ai jamais rencontré d'ailleurs dans les appareils rudimentaires) peut être trompeur.

TROISIÈME PARTIE

L'APPAREIL DIGESTIF

A. — LE MASTAX

La bibliographie générale du mastax peut être faite en trois lignes : Müller (**1786**) connaissait déjà sa nature et sa fonction, puisqu'il l'appelle *musculus deglutorius ;* ses contemporains,

et même ses successeurs comme BORY DE SAINT-VINCENT (**1824**) l'ont au contraire souvent pris pour un cœur en raison de son mouvement incessant ; dans quelques espèces les auteurs postérieurs, EHRENBERG (**1838**) en particulier, en ont donné de nombreuses figures, obtenues en général par écrasement de l'animal, et dont ils n'ont tiré sur sa structure et son fonctionnement que des déductions incomplètes et inexactes. DUJARDIN (**1838**) eut le mérite de reconnaître ses principales parties chez *Albertia vermiculus* qui s'y prêtait bien par sa simplicité. Il distingua deux mandibules composées chacune d'un *acies* et d'un *scapus* (uncus et manubrium de Gosse), donnant insertion à deux muscles abducteurs et adducteurs, et un support commun, le *fulcrum* (nom restreint par Gosse à la tige médiane à laquelle s'ajoutent deux branches). Il ne chercha pas à faire une étude d'ensemble dont tout le mérite revient à GOSSE. Celui-ci créa en **1852** *b* la nomenclature des pièces encore actuellement en usage et trop généralement adoptée pour qu'il puisse être question de revenir à celle, d'ailleurs incomplète, de DUJARDIN. Mais surtout en **1856** (1) il publiait son grand travail sur cet organe, où il passait en revue et classait les principaux types d'une façon tellement complète et définitive que le présent travail n'en sera, avec quelques modifications, que le développement et l'amplification à l'aide de techniques nouvelles. Il en expliquait en même temps le fonctionnement, laissé tout à fait de côté par les auteurs ultérieurs. Toutefois il eut le grand tort de ne pas présenter ses idées générales sur l'organe d'une façon explicite : si l'ordre dans lequel il a fait ses descriptions prouve qu'il avait admirablement perçu les rapports et les homologies, ceux-ci n'en pouvaient être extraits pour passer dans les ouvrages didactiques et n'étaient utilisables que pour ceux qui faisaient eux-mêmes une étude approfondie du groupe. De fait, il semble que personne ne l'ait lu depuis lors, et l'on

(1) La même année et indépendamment COHN publiait une excellente description anatomique et physiologique du mastax de l'Hydatine, sur laquelle nous allons revenir.

s'est borné à reproduire partout les schémas des principaux types donnés en **1886** seulement dans la grande monographie du groupe, en même temps que leur terminologie qui ne date que de cette époque, schémas tout à fait déplorables non seulement parce qu'ils sont incomplets, voire inexacts, mais parce qu'ils représentent des mastax orientés différemment, dont la comparaison est impossible. Personne jusqu'ici, à moins d'avoir longuement observé les animaux lui-même ne pouvait se rendre compte des rapports des pièces avec la lumière, de leur fonctionnement et de leurs modifications suivant le mode de nourriture ; c'est ce que je vais m'efforcer d'expliquer. Depuis **1856**, toute la littérature du mastax consiste dans les descriptions faites au point de vue systématique sur des pièces nettoyées par la potasse et généralement écrasées entre lame et lamelle, qui peuvent fournir quelques caractères spécifiques mais sont incompréhensibles au point de vue fonctionnel.

Chapitre I. — **Le type moyen (malléé).**

1° *Hydatina senta* (O.-F. Müller)

Le mastax d'*Hydatina senta* (Müller) n'a pas été étudié par Gosse ; il a pris comme premier type en **1856** celui du Brachion qui s'en écarte peu et dont nous reparlerons tout à l'heure. Mais le mémoire contemporain de Cohn le décrit fort exactement dans sa structure et son fonctionnement ; les travaux ultérieurs n'y sont point revenus. Il a été choisi ici pour servir à une étude approfondie qui permettra d'abréger celle des autres, d'abord parce que ses dispositions sont réellement moyennes et montrent l'ébauche de la plupart des spécialisations dont nous parlerons ensuite, puis en raison de la facilité d'obtenir cette espèce par culture à tous moments et en nombre illimité.

Immédiatement au-dessous de la couronne que nous avons décrite plus haut et de l'ouverture buccale, on aperçoit (fig. 11, pl. II) une masse transversalement allongée et nettement

trilobée, qui est le mastax. Outre les mouvements des pièces qu'on perçoit plus ou moins bien à son intérieur, il est mobile tout entier sous l'action de muscles cavitaires dont l'étude ne saurait trouver place ici et les différents états de contraction, la mastication, ou tout simplement la pression de la lamelle et des organes voisins modifient sans cesse son orientation, surtout dans le plan sagittal. Nous adopterons pour tous les mastax, afin d'éviter les confusions créées par les

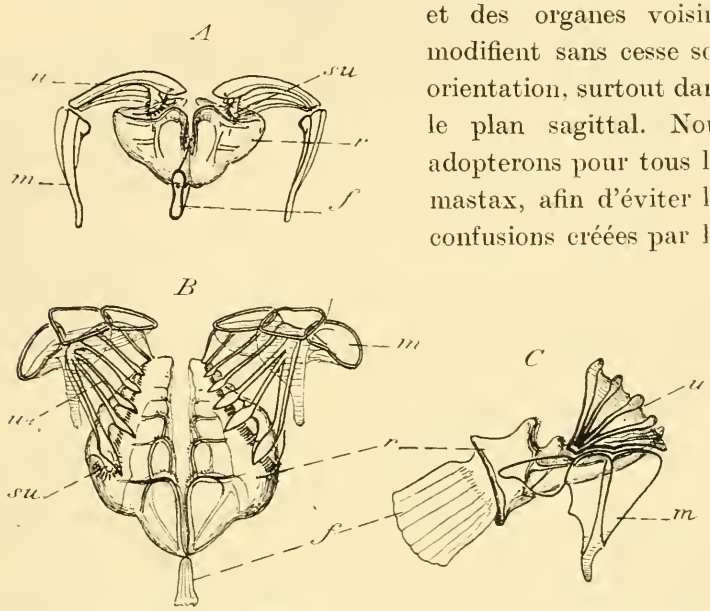


FIG. XV. Trophi d'*Hydatina senta* (Müller) × 440. *A*, vue antérieure ; *B*, vue supérieure, *C*, vue latérale gauche.

variations de leur position réelle, une même orientation définie par celle de la lumière du tube digestif qui les traverse : la droite joignant la bouche à l'insertion, toujours dorsale, de l'œsophage sera voisine de l'horizontale, mais un peu oblique d'avant en arrière et de haut en bas. Elle divise l'organe en deux parties très inégales, la plus grande masse étant ventrale. Nous commencerons par décrire brièvement les parties dures avant d'envisager les muscles, les glandes et la lumière dont l'étude a été à peine ébauchée jusqu'ici.

Nous les divisons immédiatement (fig. XV) en une masse médiane, l'enclume ou *incus* de GOSSE (Zwischenkiefer de COHN)

et deux parties paires, les marteaux ou *mallei*. En réalité la seule partie vraiment impaire est le socle (*fulcrum*, *f*) de l'incus, formation toute différente de ses cornes (*rami*, *r*), paires et mobiles comme les mallei. Ceux-ci se diviseront aussi en une partie supérieure, l'*uncus* (*u*), une inférieure, le *manubrium* (*m*). Passons-les successivement en revue (1).

Le fulcrum est une lame cuticulaire pleine, homogène, striée longitudinalement, dirigée en avant et en bas où elle aboutit à la surface du mastax en s'élargissant, très mince au contraire dans la partie postéro-supérieure où s'articulent sur elle, par simple accolement, les deux rami. Ceux-ci sont mobiles à la façon des deux branches d'un compas, mais à la fois dans deux plans presque perpendiculaires que nous regarderons, un peu conventionnellement, l'un comme horizontal (c'est celui de leur plus grand allongement qui se rapproche de la direction du plan bucco-œsophagien sans coïncider avec elle), l'autre comme vertical, par conséquent presque normal à celui-ci (voir la figure XVII). Retenons ces deux mouvements différents qui nous donneront la clef de toute la physiologie et l'anatomie comparée de l'organe. La forme des rami est extrêmement compliquée à bien percevoir : il s'agit de pièces très gaufrées et déformables par la moindre pression quand on étudie le mastax nettoyé par la potasse : en gros, ce sont deux mandibules terminées dorsalement par une pointe mousse et un peu recourbée, formant pince, aplaties en avant dans un plan sagittal pour embrasser le fulcrum, renflées au milieu, mais découpées à ce niveau par une série de crêtes et de cavités enchevêtrées. On distingue avec netteté sur les faces supérieure et interne au moins trois crêtes transversales armées au bord libre de fines denticulations ciliformes : c'est l'ébauche de la division du ramus en dents parallèles à celles de l'uncus, qui semble avoir été aperçue par Hudson (1869). La première

(1) On trouve souvent aussi dans la littérature le terme pluriel de *trophi*, qu'on peut traduire par mâchoires, chacun des trophi étant l'ensemble des parties paires d'un même côté. Nous l'emploierons, dans l'indication des figures notamment, pour désigner l'ensemble des pièces dures isolées du reste et réserverons le terme de *mastax* pour l'organe entier avec ses parties molles.

est beaucoup plus saillante et termine la portion ventrale aplatie.

Chaque uncus est une plaque mince, un peu cintrée, découpée en dents qui, simples crêtes saillantes à sa surface à la partie distale, deviennent en dedans des pointes individualisées. On ne peut mieux les comparer qu'aux doigts d'une main à moitié fléchie (dont le manubrium serait la paume), légèrement écartés, mais réunis par une palmure jusque près de l'extrémité. Il y en a six, l'avant dernier et surtout le dernier réduit à de minces tigelles et la plaque fondamentale se prolonge en arrière d'eux jusqu'au contact du manubrium. La première est, au contraire, notablement plus forte et réunie aux deux suivantes à sa base ; l'indépendance et le développement relatifs des premières et des dernières dents sont d'ailleurs largement variables. D'un uncus à l'autre, elles ne se correspondent pas, mais alternent pour pouvoir s'engrener. Au-dessous de l'uncus se trouve un repli cuticulaire qui le rattache au ramus ainsi qu'on le voit sur les coupes (fig. 80 et 86, pl. VII) et lui donne sur lui une grande mobilité. La partie supérieure de ce repli forme sous chaque dent un renflement relié à celui de la dent voisine par un feston bordé comme eux de petites soies raides ; ces renflements reposent dans une cavité du ramus quand l'organe est au repos. Ils n'ont pas été mentionnés par Gosse, mais jouent un rôle important dans l'anatomie comparée de l'organe. Je propose de donner à leur ensemble le nom de *subuncus* (*su*). Il est beaucoup plus élevé en avant qu'en arrière, de sorte que l'uncus forme toujours avec la face supérieure du ramus un certain angle ouvert en avant. Enfin de profil (fig. XV, *C*) l'uncus se présente en raccourci comme un quadrant à dents presque radiaires dont les deux rayons extrêmes coïncident à peu près avec les plans de mouvement des rami.

Restent les manubria, composés d'une mince feuille cuticulaire grossièrement triangulaire à pointe inférieure, qui se partage verticalement en une tige allongée et deux ailes dont la

séparent des carènes, la postérieure plus forte venant former l'extrémité de la tige ; ces trois portions ne sont pas dans un même plan, l'ensemble étant fortement gaufré, et, seulement dans la partie supérieure, refermé pour former une cavité triloculaire dont la coupe est très caractéristique surtout chez d'autres formes et qu'on aperçoit sur les vues supérieures (fig. XV, *B*). C'est la tige qui s'articule avec le manubrium en une charnière mobile dans un seul plan «en ginglyme» (Gosse); l'expansion aliforme postérieure est contiguë au bord correspondant de la plaque de l'uncus, mais l'antérieure entièrement libre.

Nous avons déjà traité dans le chapitre Ier de la deuxième partie de la solubilité de ces pièces dans les réactifs, comparée à celle des autres cuticules. Beaucoup moins solubles dans la potasse et dans l'hypochlorite que la lorica, elles le sont pourtant plus que la coque de l'œuf et que la chitine d'Arthropodes à laquelle on ne peut les assimiler. Cette substance cuticulaire est au contraire instantanément soluble à froid dans les acides minéraux concentrés, caractère très particulier ; il est intéressant d'en rapprocher le fait que sur les coupes elle est très fortement acidophile et prend le lichtgrün avec une élection parfaite (on peut n'avoir dans une coupe qu'elles et la sécrétion de la glande sub-cérébrale colorées en vert), au lieu que la cuticule externe du corps, est, comme nous l'avons vu, nettement basophile.

Il nous faut maintenant replacer l'ossature du mastax au milieu des parties molles et prêter une spéciale attention à ses rapports avec la lumière et à la disposition des muscles qui s'y insèrent. Les seconds peuvent à la rigueur être étudiés sur l'animal entier traité par la potasse très diluée (ou mieux concentrée après action des fixateurs), voire sur l'animal vivant : Cohn en a vu les principaux et bien compris leur rôle et Gosse a ébauché, plutôt moins bien, leur étude sur le Brachion. Mais ils s'étudient beaucoup mieux sur des coupes bien orientées obtenues par la technique exposée plus haut, et qui

permettent seules de se rendre compte exactement des rapports avec la lumière. Nous allons suivre la série des coupes horizontales, (c'est-à-dire transversales par rapport à l'animal entier ; donc un peu obliques par rapport à la lumière) figurées pl. VII, fig. 79 à 84 en les comparant au besoin avec les coupes sagittale 88 et frontale 85 à 87.

A partir de la bouche, en forme de fente longitudinale fermée par deux lèvres que peut rapprocher un sphincter, une première coupe (79) nous montre la cavité déjà élargie, mais tapissée d'une cuticule assez mince (*cu*) dont la colorabilité et les réactions sont celles des pièces du mastax (ventralement son obliquité plus grande sur le plan de la coupe la fait paraître plus épaisse). Elle est sécrétée par une paroi de protoplasma clair et homogène avec quelques noyaux ; sur la ligne médiane dorsale, elle est interrompue par la présence d'un organe sensoriel (*os*) : c'est une cupule où s'insère un pinceau de longs cils immobiles dont les racines traversent le fond en divergeant et lui donnent un aspect strié. Elle est surmontée d'une cellule ronde dont je n'ai pu préciser l'innervation. Ventralement, une cravate de fibres musculaires appartenant au sphincter buccal (*sp*) et l'extrémité supérieure des glandes (*gmv*) dont nous allons parler.

La coupe 80 passe par le fulcrum, les rami au niveau de leur seconde dent et de l'échancrure profonde qui la sépare de la première, les une ou deux premières dents des unci. Dorsalement, même couche cuticulaire sensiblement parallèle à ceux-ci, mais ne se continuant pas avec eux latéralement : il existe un intervalle sinueux où viennent déboucher les deux glandes salivaires ventrales très nettement visibles sur le mastax entier (fig. XVI) tranchant sur le reste par leur protoplasma plus granuleux et leurs gros noyaux. En dehors des noyaux leur protoplasma très basophile renferme, comme celui des glandes gastriques, de la graisse et, en dedans, des vacuoles et un amas de grains de sécrétion (*gr*) autour d'une petite cupule, ébauche de canal intra-cellulaire, où ils se dissolvent et don-

nent naissance au suc salivaire. Je n'ai pu faire aucune expérience sur leur histo-physiologie ni sur leur rôle dans la digestion. Il faut sans doute aussi qualifier de glande, malgré l'absence d'un produit de sécrétion figuré, une cellule dorsale aboutissant à la lumière à la place où nous voyions tout à l'heure l'organe sensoriel et qui a les mêmes caractères cytologiques (voir aussi la coupe sagittale 88). Comme muscles on n'aperçoit, en dehors d'une vague striation périphérique, que deux gros faisceaux partant de la pointe du fulcrum sous laquelle ils se fusionnent pour se porter vers les rami (*bh*).

Sur la coupe 81 qui intéresse les rami dans toute leur longueur et montre bien leur forme en pince, ils les rejoignent et s'appliquent sur leur surface externe pour se continuer en partie avec deux autres nés du point de jonction de l'uncus et du ramus. Embrassant les manubria dont la coupe intéresse la partie supérieure et l'articulation à l'uncus, apparaissent d'autres fibres périphériques (*dp*) dont les coupes 4 et 5 éclaircissent la signification : en les superposant par la pensée on voit le faisceau né de l'angle unco-ramal s'éparpiller en fibres dont les plus internes se portent vers le fulcrum comme nous venons de le voir, les autres décrivent des arcs embrassant les glandes ventrales, les manubria et une série d'aires de protoplasma indifférent pour venir d'une part s'insérer sur l'angle d'articulation du manubrium et de l'uncus, d'autre part se continuer dorsalement à la cavité en une sangle musculaire postérieure (*dp*, fig. 82 et 84 et fig. XVI, *A*).

Remarquons encore la forme nettement triradiée de la lumière, qui s'altère en dessous des rami : dans les coupes 83 et 84 qui n'intéressent plus d'autres pièces dures que les manubria noyés dans les tissus, cette lumière est tapissée ventralement comme dorsalement par la cuticule qui devient souvent basophile. Le plancher fait saillie en une masse reliée par quelques fibres dorso-ventrales (*mp*) à la face antérieure du mastax et au bout du fulcrum, fibres qui peuvent les déprimer pour produire une certaine succion : c'est l'ébauche du « piston » que nous trou-

verons dans les mastax virgés. Dorsalement un nouvel organe sensoriel (*os*) de même constitution que le premier, mais formant une véritable gouttière qu'intéressent les trois coupes ; une interruption dans la couche musculaire dorsale permet à deux masses peut-être glandulaires (*gmd*) de venir le flanquer (fig. 83). Ventralement, enchâssé dans le piston, un autre organe analogue (os_1) plus petit, que beaucoup de morphologistes s'empresseraient d'appeler endostyle. Il doit exister dans la masse ventrale quelques cellules nerveuses, ébauches du ganglion du mastax, car on y voit des noyaux rappelant ceux du cerveau. Quant à la coupe 84, elle ne montre plus que l'extrémité des manubria, quelques fibres gardant la disposition précédente, et la lumière aplatie dorso-ventralement qui est déjà celle de l'œsophage, à cuticule beaucoup plus mince.

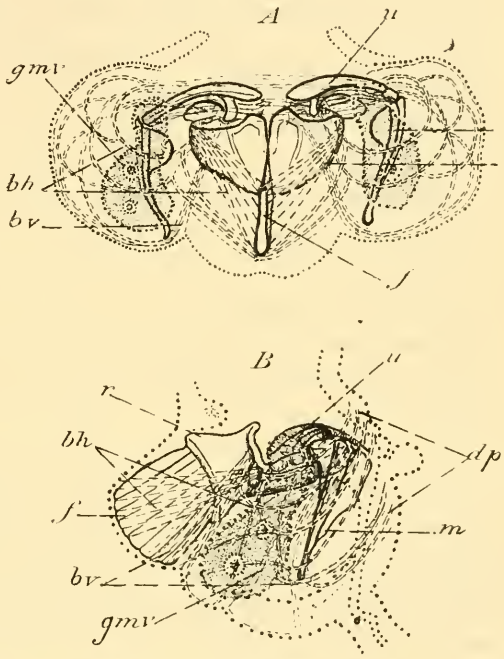


Fig. XVI. Mastax entier d'*Hydatina senta* (Müller) avec sa musculature × 440 (demi-schématique). *A*, vue antérieure ; *B*, vue latérale gauche.

L'interprétation des coupes longitudinales n'offre aucune difficulté ; on remarque sur la coupe sagittale paramédiane 88, à côté des muscles horizontaux (*bh*) joignant le fulcrum au ramus, d'autres verticaux plus développés (*bv*) partant de l'angle du ramus et de l'uncus et bien visibles sur les

coupes frontales 85-87 où l'on remarque aussi le subuncus *su*.

Nous comprenons maintenant la topographie générale du mastax de l'Hydatine (fig. XVI). La lumière, franchement dorsale par rapport à la grande masse, se dilate au-dessous de la bouche, devient triradiée au niveau des pièces dures et aplatie dorso-ventralement dans la partie qui se continue avec l'œsophage. Sa voûte est formée d'une couche cuticulaire assez mince, divisée sur la ligne médiane par un sillon cilié, de nature sensorielle, mais interrompu par une ou plusieurs formations glandulaires rudimentaires. Son plancher est formé par les deux unci superposés aux deux rami, puis au-dessous de ceux-ci par une paroi cuticulaire mince, entourant un autre organe sensoriel et déprimable par quelques fibres musculaires. Ni le fulcrum, ni les manubria n'ont de rapports avec la cavité ; ils sont plongés dans les tissus et servent de pièces de soutien et d'insertions musculaires. Ventralement, deux glandes salivaires occupant toute la hauteur du mastax et s'ouvrant devant l'uncus.

Toute la masse du mastax est formée d'un protoplasma finement granuleux, avec quelques noyaux épars, assez peu colorables, où sont plongées les fibres musculaires qui, n'ayant pas de noyaux propres, n'en sont évidemment que des différenciations locales : à la périphérie leur disposition en écorce contractile est bien visible et, à défaut de l'histogénèse que je n'ai pu suivre, l'anatomie comparée montre assez que le tout dérive de l'épithélium de l'invagination stomodéale qui a sécrété la cuticule, dont les pièces dures ne sont qu'une différenciation et qui n'a aucune matrice spéciale. Les fibres sont éparses dans toute cette masse et ne peuvent guère être groupées en muscles individualisés : on peut dire que tout se réduit à un système de fibres (fig. XVI, *A ;* voir aussi le schéma XLVII p. 209) qui, partant de l'angle de jonction de l'uncus et du ramus, divergent vers la périphérie, et dont les plus internes s'attachent au fulcrum tandis que les plus externes décrivant une série d'anses, contournent la lumière pour aller s'attacher à

l'articulation unco-manubriale et se continuer avec celles du côté opposé en une sangle musculaire dorsale. L'action de cet ensemble se comprend immédiatement : la partie ventrale du système écarte par sa contraction les trophi, elle est abductrice ; la partie dorsale les rapproche, elle est adductrice. Il faut ici rappeler le fait sur lequel j'ai déjà insisté : de l'uncus et du ramus, les fibres se portent les unes dans le sens horizontal, les autres dans le vertical, de sorte que la coupe est analogue dans les deux plans (fig. 81 et 86) et que tout le système est mobile également dans les deux. En rapport avec ce fait, le fulcrum, qui ne sert qu'aux insertions, est allongé à la fois dans les deux directions (fig. XV,*C* et XVI, *B*). L'on remarque sur la coupe 88 qui montre les deux ordres de fibres que les horizontales vont pour la plupart du fulcrum à une saillie latérale du ramus (ébauche de l'alula que nous trouverons ailleurs) tandis que les verticales sont surtout celles qui, nées de l'uncus, contournent tout le mastax pour former la sangle dorsale.

Il faut, néanmoins, donner des noms à des muscles que nous distinguerons de façon très arbitraire dans cet ensemble continu, pour permettre la comparaison avec les autres types où ils sont souvent différenciés et de développement très inégal suivant la fonction du mastax. Nous distinguerons dans le système ventral ou abducteur, des *abducteurs horizontaux* (*bh*) qu'on pourrait aussi appeler chez l'Hydatine *incudaux* puis qu'ils s'insèrent pour la plupart à la pointe et au flanc externe du ramus d'une part, au fulcrum dans sa partie supérieure d'autre part (ou plutôt ils passent sous sa tranche pour se rejoindre [fig. 80 et 81] celui-ci leur servant de tenseur et de point d'appui) — et des *abducteurs verticaux* (*bv*) ou *malléaux* (également flexeurs du malleus) qui s'insèrent en majeure partie d'une part à la face inférieure des dents de l'uncus (séparés des précédents par le sinus subuncal), d'autre part à la pointe du manubrium pour les plus inférieurs, les autres se repliant en boucles le long de celui-ci pour aller se continuer avec les adducteurs ; beaucoup envoient une branche de bifurcation

interne vers le fulcrum. Les deux groupes sont en réalité les branches extrêmes croisées d'un éventail de fibres divergentes. Pourtant ils sont assez nettement séparés sur les coupes par la masse des glandes salivaires ventrales. Il n'y a pas d'abducteurs réunissant les manubria au fulcrum comme le voulait Cohn. Dans le système dorsal, adducteur (*dp*), nous pouvons à la rigueur distinguer aussi une partie verticale et une partie horizontale, séparées assez nettement par la double glande qui interrompt la couche musculaire, mais leur direction est en réalité fort peu différente, de même que leur action puisqu'ils rapprochent toujours les pièces écartées dans l'un ou l'autre plan. Il est plus important de distinguer, surtout dans ceux qui s'insèrent à la pointe du manubrium, la partie latérale, qui agit comme extenseur du malleus, de la partie centrale et impaire qui agit comme adducteur commun des trophi ; une insertion à l'angle unco-ramal les sépare souvent.

Le fonctionnement de tout cet appareil compliqué pourrait être déduit de la description précédente, tel qu'on l'observe sur l'animal vivant. Il faut pour l'observer comprimer celui-ci et l'anesthésier modérément : il se produit un moment, assez court d'ailleurs, quand il commence à être gêné, où les mâchoires se meuvent avec énergie dans tous les sens. Les modalités d'ingestion de la proie sont plus difficiles à observer, car l'animal avale en nageant avec rapidité ; les Brachions, qui restent ancrés par leur pied et saisissent les proies que leur apporte leur appareil rotateur, sont mieux appropriés à cette étude. Les mouvements actifs du mastax en son entier, opérés par les muscles extrinsèques dont il n'a pas été question ici, mais qui sont très importants, se font tous dans le plan sagittal : bascule autour de l'axe transversal plus que protraction totale. Les mouvements des rami sont fort simples, écartement ou rapprochement, mouvement de pince ou de ciseaux qui s'opèrent comme nous l'avons dit dans deux plans : dans le vertical, le mouvement d'ouverture, effectué par les abducteurs malléaux, est en rapport avec le mouvement de préhension

des unci dont il va être question (fig. XVII, *A*); dans l'horizontal au contraire, il s'opère sous l'action des abducteurs incudaux à la fin de la déglutition pour faciliter à la nourriture triturée par les unci le passage dans l'œsophage (fig. XVII, *C*).

Les unci suivent bien entendu les mouvements des rami, mais ont de plus, sur eux, des mouvements propres très développés chez l'Hydatine. Il y en a deux bien différents qu'il importe de connaître car ils sont l'origine des deux grandes directions

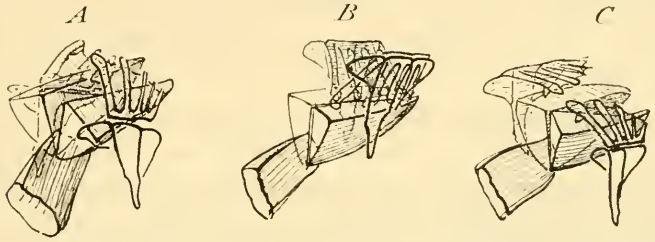


FIG. XVII. Schéma des principaux mouvements des trophi de l'Hydatine, vue latérale gauche : *A*, préhension : écartement des rami dans le plan vertical, protraction des unci, bascule en avant ; *B*, broyage : accolement des rami, affrontement des unci, bascule en arrière *C*, déglutition : écartement des rami et des unci dans le plan horizontal.

évolutives du mastax aboutissant au type forcipé et au type ramé. A partir de la position d'équilibre où ils se trouvent les pointes en contact, à peu près dans le prolongement l'un de l'autre, ils peuvent : 1° s'écarter et se rapprocher par le fait de l'écartement vertical des rami, et en même temps s'étendre sur les manubria de manière à se dresser dans la cavité du pharynx, l'extrémité interne en haut et le subuncus quittant le contact du ramus ; sur l'animal vu de profil on constate toujours en même temps la bascule du mastax tout entier en avant, qui les amène dans le plan de la bouche et presqu'à son niveau (fig. XVII, *A*). Ils forment alors une véritable pince apte à saisir les grosses proies et à les entraîner dans le mastax par le mouvement inverse. La dent antérieure, la plus grosse, joue là le rôle principal ; — 2° s'affronter au contraire complètement, par la contraction de la sangle dorsale qui les adosse par leur surface comme un livre qu'on referme, et broie les aliments interposés entre leurs cannelures qui s'engrènent

réciproquement (fig. XVII,*B*) : c'est le mouvement broyeur, le plus fréquent d'ailleurs. « Les mâchoires agissent donc en même temps, dit Cohn, comme incisives et comme molaires ». Cette comparaison parfaitement exacte rend compte à merveille de la double fonction, qui, réunie là, va se séparer dans d'autres types suivant leur régime. Bien entendu les unci suivent passivement l'écartement des rami dans le plan horizontal pour laisser passer la nourriture qu'ils ont broyée (fig. XVIII,*C*).

Dans l'état naturel, la corrélation de ces mouvements est simple et commandée par les circonstances : dans une eau très chargée des petits Infusoires dont elle fait sa nourriture, l'Hydatine nage avec activité, et le tourbillon créé par l'appareil rotateur suivant le mode bien élucidé par Zelinka (**1886**) — il est le même chez les formes à pseudotrochus que chez les formes à trochus vrai — précipite dans la bouche les particules de très petite taille qui arrivent directement sur les trophi en mouvement continu, mais rythmique : trois ou quatre mouvements broyeurs suivis d'une pause où se produit l'écartement postérieur qui fait passer dans l'œsophage les aliments réduits en pulpe méconnaissable. Mais de temps en temps se présente une proie plus grosse qui se heurte à la bouche, rebondit sur elle et pourrait recommencer bien des fois sans s'engager dans l'étroit passage. Alors on voit les unci se dresser, s'écarter et venir faire pour la saisir des tentatives répétées, souvent infructueuses ; s'ils s'en emparent, on comprend aisément qu'elle est, au moment où ils se rabattent brusquement, envoyée sous eux dans l'œsophage sans avoir subi de broyage : j'ai vu des colonies de *Pandorina* d'une taille assez considérable arriver ainsi dans l'estomac sans avoir été lésées, pour y subir l'action du suc gastrique dont nous parlerons ailleurs. Ces phénomènes ont été très bien décrits par Gosse dans le Brachion. Ajoutons enfin que l'ingestion des aliments n'est pas un acte continu et automatique : dans un milieu qui en est chargé on voit souvent des Hydatines nager longtemps avec le mastax immobile et le sphincter buccal formé : les Infu-

soires tourbillonnent dans l'entonnoir et heurtent le fond sans y pénétrer. C'est ce qui se produit souvent pour les jeunes sortant de l'œuf, quand on les met pour la première fois en présence de la nourriture qu'il leur faut. L'ensemble de ces faits prouve, sinon ce que le langage anthropomorphique appelle *choix* et *volonté*, du moins une complexité de mouvements coordonnés en vue de fins diverses suivant les circonstances dont beaucoup s'étonneront chez des êtres aussi inférieurs (1). Rapprochons-en la présence dans le mastax des organes sensoriels qui servent certainement à les régler.

2° *Brachionus pala* (O.-F. Müller).

Le mastax du genre *Brachionus* ne diffère de celui de l'Hydatine que par des détails de fort peu d'importance, qu'il n'est point toutefois inutile de préciser. Il a fait l'objet de la part de Gosse (**1856**) qui l'a pris pour type dans cette même espèce, d'une étude étendue et précise à laquelle il n'y a à ajouter qu'au point de vue histologique.

Les différences sont faibles dans les pièces dures (fig. XVIII) : fulcrum (*f*) plus évidé et dirigé plus obliquement en bas, ramus (*r*) de forme plus compliquée avec des apophyses antérieures pour les insertions musculaires en haut et en bas. Le subuncus est moins développé et plus difficilement visible. L'uncus lui-même (*u*) a cinq dents, la postérieure ayant tendance au dédoublement et l'inégalité entre les deux extrêmes étant moins marquée, de même que la tendance des premières à se réunir pour une insertion commune. Leur ensemble, réuni bien entendu par une sorte de palmure, n'est point plan, mais fortement cintré, de sorte qu'il affecte un peu sous certaines incidences l'aspect d'un secteur de cylindre cannelé qu'a bien figuré Gosse. Le manubrium (*m*) est plus trapu, légèrement coudé, ses ailes moins développées et moins distinctes.

(1) D'ailleurs même chez les Ciliés Nirenstein (**1904**) a prouvé récemment que l'ingestion était un phénomène actif.

La musculature est disposée sur le même plan que dans l'Hydatine, mais plus développée, les fibres moins éparpillées et mieux groupées en muscles. Elles montrent une admirable striation transversale avec strie Z que met bien en évidence la méthode à l'hématoxyline ferrique-éosine-lichtgrün qui comme l'a montré Prenant (**1904-1905**) la colore en vert, le disque principal en rouge noirâtre. On en peut juger par la figure 24, pl. III. La sangle formée par les adducteurs postérieurs

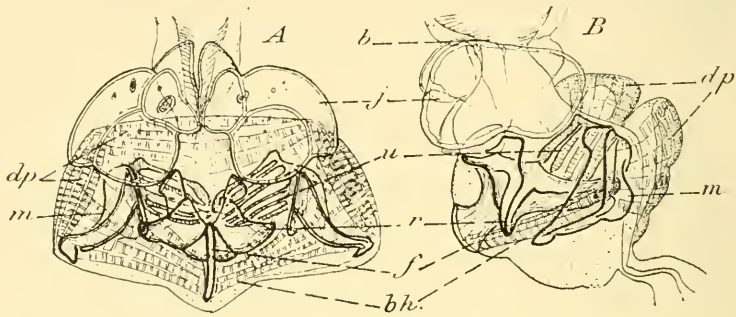


Fig. XVIII. Mastax de *Brachionus pala* Müller × 440. *A*, vue antérieure ; *B*, vue latérale gauche.

(*dp*) est très développée, formant une couche aisément visible sur l'organe entier, qui revêt toute sa face postérieure. Enfin l'organe sensoriel du plafond (*os*) (il n'en existe pas au plancher) est très différencié, avec son pinceau de gros cils faiblement basophiles qui traversent un plateau coloré en vert et s'arrêtent à une rangée de corpuscules basaux reliés à une seconde par de fines racines parallèles (à moins qu'il ne faille considérer celles-ci comme des pièces intermédiaires, auquel cas la seconde rangée serait les vrais grains basaux). Là non plus l'organe n'a aucun noyau propre, mais on en voit de petits dans le protoplasma indifférencié où il est plongé avec les fibrilles musculaires.

La forme générale de l'organe est plus anguleuse que chez l'Hydatine, sensiblement trapézoïdale. Un caractère important est le développement de sa cavité, presque virtuelle chez celle-ci : son plafond, revêtu d'une cuticule mince, est dilaté pour

former un véritable vestibule que la bouche, s'ouvrant entre deux coussinets longitudinaux bien vus par Cohn (**1856**), sépare de l'entonnoir buccal. Ce vestibule est parfois très dilaté latéralement en deux vésicules elles-mêmes étranglées (*j*) qui descendent sur la face antérieure du mastax et renferment souvent des débris des aliments déjà broyés. Elles ont été bien vues dans cette espèce et dans d'autres par Leydig, Cohn et Gosse qui les prennent pour des glandes. C'est la première ébauche du jabot si développé des Floscullariens. Chez *Br. Mülleri* Ehrbg., Möbius (**1875**) décrit deux vésicules semblables et contractiles, mais dorsales : la chose n'est point invraisemblable, mais demanderait à être vérifiée, et plus encore la curieuse trompe proéminente, au milieu de l'appareil rotateur, au bout de laquelle se trouverait la bouche et que l'auteur homologue à la trompe des Philodines (!). Il semble invraisemblable d'après ses figures qu'il ait décrit pour elle le tentacule dorsal, comme on l'a dit, mais peut-être est-ce tout simplement la protubérance supérieure médiane de la plaque buccale, si développée chez les Brachions.

3° *Euchlanis deflexa* Gosse

Au point de vue des pièces dures, le mastax est tout à fait analogue dans les diverses espèces du genre *Euchlanis*. Si nous prenons pour type l'*E. deflexa*, déjà étudiée et bien figurée par Gosse (**1856**), c'est qu'elle présente un développement des glandes salivaires tout à fait exceptionnel chez les Ploïmes, qui n'existe pas du tout chez *E. dilatata* Ehrbg. Les trophi dont Hudson (**1886**) a fait un type spécial (submalléé), diffèrent en réalité à peine du type malléé normal de l'Hydatine ; les caractères différentiels sont : l'allongement un peu plus grand dans le sens vertical des manubria et surtout du fulcrum, qui s'excave à sa partie supérieure et prend tout à fait la forme d'un soc de charrue, la réduction souvent à 4 du nombre des dents de l'uncus, enfin l'individualisation sur le côté du ramus

d'une apophyse ébauchée déjà dans le Brachion destinée à l'insertion des abducteurs surtout incudaux, à laquelle Gosse a donné le nom d'*alula*. Ce nom est attribué à tort dans la plupart des ouvrages didactiques à une petite pièce intermédiaire au manubrium et à l'uncus dans certains mastax malléés, pièce qui n'existe d'ailleurs pas et n'est qu'une apparence produite par une apophyse courbée du dernier, semblant tendre les insertions des extenseurs. Jennings dans sa révision des Rattulidés (**1903**) semble seul avoir employé le nom dans son sens exact, parce qu'il s'était donné la peine de se reporter au travail original de Gosse (**1856**). En somme, ces caractères ébauchent une évolution à peine accentuée vers ceux que nous trouverons dans les mastax forcipés.

Il existe (pl. V, fig. 50) deux glandes ventrales bien développées (*gmv*), semblables à celles de l'Hydatine, mais dont la sécrétion, formée de petits grains amassés dans leur partie supérieure et très comparables à ceux des glandes gastriques, a la propriété de prendre vitalement le neutralrot et le brillant-kresylblau, ce qui ne s'observe guère chez d'autres formes. En plus de ces glandes ventrales, dont chacune a deux ou trois noyaux, existent deux glandes dorsales (*gmd*), évidemment représentées chez l'Hydatine par ces petites masses protoplasmiques que nous avons vues interrompre la gouttière sensitive : elles sont piriformes et proéminent de chaque côté du mastax, leur col transversal venant se jeter dans celui-ci près de l'orifice de l'œsophage. Dans celles-là aussi le contenu est vitalement colorable : il forme de petits grains qui remplissent absolument toute la moitié interne et le col et s'égrènent davantage dans l'externe autour du noyau unique. Sur coupes, on ne voit que des vacuoles à paroi verte et non des grains faiblement basophiles comme dans les ventrales ; le neutralrot leur communique une teinte rouge un peu orangée, au lieu qu'elle est franchement carminée dans celles-ci (on n'a point représenté ces différences dans la planche V pour ne pas compliquer la reproduction), indice d'une réaction un peu al-

caline dans le premier cas, acide dans le second. Il est donc probable que leur produit et leur fonction ne sont pas les mêmes.

Enfin de part et d'autre de la bouche, sous les deux arcs latéro-inférieurs de la plaque buccale (voir DE BEAUCHAMP **1907***a*) se trouvent deux cellules relativement grandes, un peu arrondies; chacune renferme une double rangée de grains colorés vitalement dont la disposition rappelle fort celle de la sécrétion dans certaines glandes gastriques. Il s'agit donc encore là de glandules qu'on pourrait qualifier de buccales et qui n'appartiennent pas à proprement parler au mastax. Je ne les ai trouvées chez aucun autre Rotifère, à moins qu'on n'en rapproche certaines des Seisoniens.

CHAPITRE II. — **L'évolution dans le sens suceur (virgé).**

1° *Notommata* (*Copeus*) *copeus* Ehrenberg.

Le mastax de cette forme, que sa grande taille rend particulièrement appropriée à l'étude par les coupes, a été figuré dans divers ouvrages systématiques : HUDSON et GOSSE (**1886**), WEBER (**1898**), très imparfaitement comme d'habitude. Il n'a pas été décrit par GOSSE (**1856**) dans sa monographie, mais il est extrêmement voisin de celui de *Notommata aurita* (Müller) qui s'y trouve.

La forme générale de l'organe est allongée, à côtés parallèles, bord inférieur présentant la trilobation habituelle avec une asymétrie bien nette. L'on remarque que l'œsophage naît dorsalement non pas à son extrémité inférieure, mais dans la moitié supérieure de sa hauteur, de sorte que, bien qu'il se place ensuite parallèlement à lui, l'allongement du mastax doit être considéré comme presque transversal par rapport à l'axe du tube digestif. L'étude des pièces dures (fig. XIX) nous montre un fulcrum (*f*) allongé en lame de sabre dans le plan sagittal ; son extrémité inférieure, vue de face, se dilate en une sorte de champignon. Les rami (*r*) ont une forme absolument spéciale et caractéristique de ce type de mastax, qui

n'est bien manifeste que sur les coupes (fig. 101 et 102, pl. VIII) : ils sont minces, mais dilatés de manière à former par leur jonction une sorte de voûte qui limite une vaste cavité non toujours virtuelle que nous n'avions pas trouvée dans les mastax précédents : on voit qu'il suffit de la dilatation des cavités anfractueuses de l'Hydatine pour aboutir à cette disposition. Les parties ventrales, entre lesquelles s'intercale le fulcrum, portent seules quelques crêtes convergeant vers une alula bien marquée (*a*). Les bords dorsaux, se recouvrant l'un l'autre, montrent quelques sinuosités, indices d'une division en dents ; il n'en existe pas sur les bords ventraux, au-dessus du fulcrum (où Gosse en figure chez *N. aurita* un peu comme dans *Diglena forcipata*), qui s'accolent par une large surface (fig. 101).

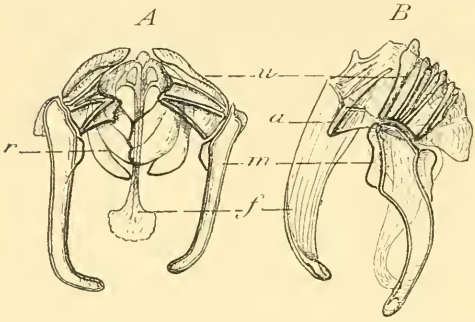


Fig. XIX. Trophi de *Notommata* (*Copeus*) *copeus* Ehrbg. × 370. *A*, vue postérieure ; *B*, vue latérale gauche.

Les unci (*u*) sont également aplatis et cintrés suivant une surface parallèle à celle des rami qu'ils touchent par leur bord postérieur seulement. Ils présentent à gauche 5 dents, les 4 premières divergentes, la dernière insérée un peu plus loin et convergeant vers les autres. (Il en existe une 6e rudimentaire sur le bord lamelleux qui la prolonge en arrière), à droite quatre, présentant une disposition analogue. Mais de chaque côté, la première dent est seule bien développée, renflée à l'extrémité et beaucoup plus grosse que les autres qui sont de simples crêtes de la lame commune. Les manubria (*m*) sont encore plus asymétriques, le gauche étant notablement plus long et plus fort. Ils sont caractérisés par la prédominance énorme de la tige, qui dépasse en bas le fulcrum et se recourbe à ce niveau en dedans presqu'à angle droit, sur les ailes, la-

melleuses et rudimentaires. L'ensemble entier est creux, présente sur la coupe transversale au niveau des ailes la forme triloculaire qui est fréquente (fig. 102), sur celle de la tige seule une forme elliptique aplatie transversalement (fig. 103 et 104).

Passons aux parties molles : la bouche (*b*) est une fente longitudinale dans la plaque buccale, se dilatant ensuite rapidement et dont les parois sont formées d'une couche épaisse de protoplasma revêtue d'une cuticule. Un caractère domine toute l'anatomie de ce mastax et donne la clef, jusqu'ici ignorée, de sa physiologie : c'est la présence d'un piston musculaire puissant (*p*) qui se meut dans la cavité limitée par les rami que nous avons décrite et opère ainsi un mouvement de succion. Nous avons indiqué chez l'Hydatine quelques fibres parallèles au fulcrum et qui peuvent déprimer le plancher de la cavité pharyngienne : ce sont elles que nous retrouvons ici développées en un important faisceau (*mp*) qui suit et embrasse la face postérieure du fulcrum pour s'insérer d'une part au champignon qui le termine, de l'autre à la cuticule épaissie et basophile du plancher ; voir la coupe sagittale 105. Le piston a sur la coupe horizontale 102 une forme trilobée, vu l'existence de deux bourrelets latéraux de tissus plus mous dont le plissement permet son jeu. Cette pièce impaire formée par le plancher se voit facilement sur le mastax entier, surtout de profil : accolée dans la concavité des rami au repos, elle s'en détache par instants pour exécuter des mouvements de succion répétés. C'est elle qu'a aperçue et figurée Gosse dans *N. aurita* sans se rendre compte de ses rapports ni de son rôle comme « une lame obscurément pointue visible entre les ramis quand ils s'écartent et capable d'être protractée ou rétractée indépendamment d'eux ».

Quant aux autres muscles, ils sont bien différenciés, nettement striés, certains montrant même, comme celui du piston, un disque Z. Nous y reconnaissons les abducteurs verticaux (*bv*), bien développés, logés entre le ramus et le manubrium qu'ils accompagnent dans toute la longueur. Les abducteurs horizon-

taux (*bh*), qui joignent l'alula à la lame du fulcrum, le sont au contraire assez peu (fig. 102). Quant aux adducteurs (*dp*), ils sont essentiellement horizontaux et forment autour du mastax une musculature annulaire surtout développée dans la partie sous-jacente à l'uncus, mais qui ne semble pas s'étendre sur la ligne médiane dorsale. Ajoutons que les seules glandes salivaires dont on trouve trace sont les ventrales (*gmv*), d'ailleurs rudimentaires, et qu'il n'y a pas d'organe sensoriel.

La physiologie se comprend d'elle-même : les mouvements des pièces essentielles du mastax deviennent ici accessoires dans le fonctionnement de l'organe et de fait, à l'inverse de l'activité si grande du mastax broyeur, on les voit rarement s'effectuer : le principal est un mouvement de préhension effectué par les rami sous l'action des abducteurs verticaux et bien figuré par Gosse chez *N. aurita*, où il est d'ailleurs plus accentué, en rapport avec la denticulation de leur bord interne. Les premières dents si développées des unci agissent en même temps ; les autres n'ont guère de rôle, le mouvement d'affrontement étant difficile vu l'absence de sangle musculaire verticale et le manque de place au-dessus des rami. C'est leur cavité et le piston qui s'y meut qui jouent le rôle important, permettant à l'animal de pomper les détritus, le contenu des cellules végétales (Ternetz, **1892**, l'a vu vider des cellules de Spirogyre) dont il fait sa nourriture. Les petites algues, Desmidiées notamment, pénètrent entières dans son tube digestif comme l'ont figuré Hudson et Gosse (**1886**), mais il ne peut saisir et broyer des proies vives et résistantes.

2°. *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp.

Le mastax de cette espèce n'a été figuré que dans la note que je lui ai consacrée (**1907***d*), au point de vue purement systématique ; celui qui s'en rapproche le plus dans la monographie de Gosse (**1856**) est celui de *Proales petromyzon* (Ehrbg.) qui a été donné en **1886** comme type des mastax virgés. Par

rapport à celui de *N. copeus*, il se caractérise par une petitesse et une simplicité plus grande de toutes ses pièces. Sa taille d'abord est très réduite par rapport à celle de l'animal, qui n'est guère inférieure à celle du précédent, et sur le mastax entier (fig. XX) l'on voit que les manubria n'arrivent guère qu'à la moitié de la longueur totale de l'organe, assez allongé et seulement bilobé; la partie inférieure est constituée par la masse glandulaire qui n'est d'ailleurs plus fonctionnelle étant formée de protoplasma réticulé, mal conservé par les fixateurs, sans noyaux (fig. 107). Au lieu d'affleurer directement la bouche, il est précédé d'un véritable canal pharyngien dont la structure est celle de la bouche de *N. copeus* et qui peut d'ailleurs se raccourcir beaucoup par protraction de l'organe. La cuticule de ses parois et celle du piston a sur le vivant une teinte jaune rougeâtre très accentuée, fait d'ailleurs fréquent chez les Rotifères, notamment dans les *Euchlanis*. A part cela sa structure et son fonctionnement sont exactement ceux de cette forme, et sa simplicité doit être attribuée à une adaptation plus complète à la seule succion entraînant la disparition des caractères, comme les dents de l'uncus, qui n'ont plus d'utilité pour elle.

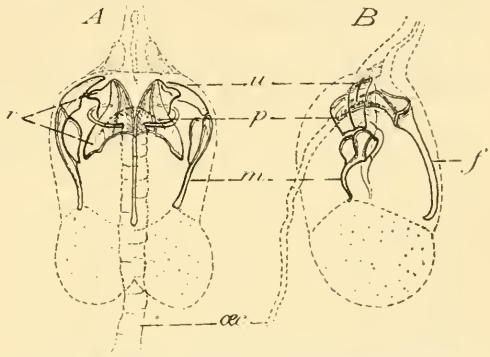


FIG. XX. Mastax de *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp × 500. *A*, vue postérieure; *B*, vue latérale droite.

Le fulcrum (*f*) est long et mince, tout à fait bacillaire, les rami (*r*) vus de face sont deux pièces triangulaires, partagées par une crête verticale, qui envoient en arrière une expansion très mince, pointue, limitant, d'ailleurs assez incomplètement, la cavité du corps de pompe ; elle doit exister aussi chez *Pr.*

petromyzon où Gosse ne la figure pas. L'uncus (*u*) est tout à fait lamelleux, partagé par une scissure transversale en deux parties qu'on ne peut guère appeler des dents, et bien entendu incapable d'aucune action mécanique. Manubria (*m*) de forme normale, plus courts même que dans *N. copeus*, tige grêle et cintrée. Il faut signaler comme pièce accessoire, en plus du piston (*p*), de chaque côté une baguette cuticulaire superposée à l'uncus et une autre cintrée sur les parties latérales un peu au-dessous de l'expansion du ramus et qui s'insère précisément à l'ouverture de l'œsophage (*œc*) : elles complètent ce qu'a d'imparfait l'armature de la cavité où le piston doit créer le vide. Les coupes 106 et 107 sont à comparer aux coupes 101 et 103 de *N. copeus :* elles montrent également le faible développement des pièces dures, et aussi celui de la musculature ; les abducteurs verticaux et les constricteurs sont à peine marqués, le muscle du piston lui-même (*mp*) est plus faible. En corrélation avec ces faits, les trophis sont capables de mouvements très peu accentués ; on ne voit que par moments les rami s'écarter et se rapprocher plusieurs fois de suite d'un mouvement trémulant. Comme ils ne peuvent exercer aucune préhension (leur éloignement plus grand de la bouche est en rapport avec ce fait), il est probable qu'ils contribuent ainsi à la dilatation de la cavité. L'animal si faiblement armé se nourrit, je l'ai constaté, des gros Stentors noirs avec lesquels on le trouve toujours et dont il absorbe en quelques secondes le protoplasma fluide ; je l'ai même vu une fois sucer le corps d'un petit Rotifère.

3° *Les différentes formes du mastax virgé normal.*

Aux deux formes que nous venons de décrire se rattachent sans difficulté les innombrables variétés du mastax virgé, lequel est sans doute, sinon le plus répandu, au moins le plus variable dans la série des Ploïmes. Les mêmes caractères : réduction graduelle des unci, rami triangulaires entourant une cavité où se meut le piston central, fulcrum allongé pour donner

insertion aux muscles de celui-ci, se retrouvent partout. On pourrait décrire plusieurs douzaines de formes sans en épuiser la variété ; nous nous bornerons aux plus importantes, les plus caractéristiques de groupements systématiques ou d'adaptations fonctionnelles donnés.

Une des formes les plus nettes à ce point de vue est celle qui se rencontre dans presque toutes les espèces du genre *Diaschiza* et dans quelques espèces de genres voisins : *Furcularia forficula* Ehrbg., *Pleurotrocha parasitica* Jennings (où je l'ai figurée en **1905***b*). Nous le décrirons dans *Diaschiza gibba* (Ehrbg.) où Gosse l'a figuré assez sommairement (**1856**). Il a été aussi bien décrit par Dixon-Nuttal et Freeman (**1903**) dans leur monographie du g. *Diaschiza ;* ils reconnurent que les trophi ne sont pas réellement protractiles comme l'avaient dit les auteurs plus anciens. Ce qui le caractérise sur la vue de profil (fig. XXI, *A*) c'est l'angle aigu que forment le fulcrum et les manubria, réduits à de minces baguettes et terminés inférieurement en forme de T : caractère fréquent dans les mastax de ce type et sans doute lié, comme l'a dit Gosse à la présence des abducteurs verticaux qui viennent former sangle sur cette espèce de béquille. Le ramus est plutôt mince, petit, avec plusieurs crêtes de renforcement ; il est capable d'un mouvement de pince assez accentué, entraînant avec lui l'uncus unidenté et aigu placé dans le prolongement du manubrium (il est bidenté dans *Pl. parasitica*). Le piston est très nettement visible ainsi que ses muscles qui convergent vers la pointe du fulcrum, et ses mouvements, grâce à la simplicité et à la transparence des autres parties, sont plus nettement observables que dans aucun autre Rotifère.

L'épaississement cuticulaire dorsal (*ep*) qui lui fait face et complète au-dessus des rami la cavité où il se meut est très développé, et différencié par des crêtes de renforcement (1).

(1) J'ai dit par erreur (1905*b*) que c'était lui qui était mobile chez *Pl. parasitica*. D'autre part Dixon-Nuttal et Freeman ont attribué le mouvement de succion aux muscles moteurs des unc et des rami, ce qui est insoutenable.

Nous le qualifierons désormais pour la brièveté du discours d'*épipharynx* et le piston d'*hypopharynx*. Il va jusqu'à la bouche, ouverte au centre du cercle ciliaire (voir mes figures **1905***b* et **1907***a*), et s'y termine par deux petits crochets aigus, très caractéristiques des *Diaschiza* et pouvant sans doute perforer le tégument d'une proie, bien que la chose n'ait pas été observée. Il est évident quand on compare avec *Furcularia forficula* qu'ils avaient primitivement pour rôle de soutenir la membrane plissée qui entoure la bouche dans cette forme (d'ailleurs aussi chez d'autres *Diaschiza*), et constitue un véritable joint permettant l'adaptation exacte de la pompe à l'objet à sucer. Il est intéressant de les rapprocher de l'armature de bâtonnets des Gastrotriches, formation plus développée, mais tout à fait homologue. J'ai vu une *D. gibba* attaquer et vider en grande partie un jeune Rhizote et Dixon-Nuttal et Freeman en ont vu avaler des Diatomées entières.

Dans la famille des Gastropodidés le mastax, très petit et globuleux, prend un aspect spécial. Hudson et Gosse (**1886**) attribuent à *Gastropus hyptopus* et aux *Ascomorpha* un mastax forcipé et figurent en effet un incus en pince, très simple, flanqué de deux mallei styliformes, assez comparable à ce que nous verrons chez *Distemma*. Mais cette figure est beaucoup trop schématisée, et, si la confusion est possible de face, il suffit d'un coup d'œil sur l'organe de profil pour reconnaître un mastax virgé qui chez *Ascomorpha ecaudis* Perty ne diffère que par des détails de forme (manubrium à angle droit du fulcrum, simplement coudé au bout, rami très prolongé en arrière augmentant le diamètre antéro-postérieur), de ce que nous venons de voir. Egalement une lèvre protractile. Chez *Gastropus hyptopus* (Ehrbg.), avec une forme générale semblable, la différenciation est plus accentuée (fig. XX, *B*) : les pièces ont tendance à s'aplatir et à se souder aux épaississements cuticulaires de la paroi avec lesquels elles ne forment plus qu'un seul bloc, revenant ainsi à leur origine première. On voit sur la figure que les manubria aplatis et découpés (*m*) ont pris la

tâche de limiter latéralement le « corps de pompe » — les rami ne se prolongent plus en arrière — et sont réunis dorsalement par l'épaississement cuticulaire, tandis qu'en avant, les unci étant régressés ou fusionnés avec le reste, ils se continuent avec un court tube cuticulaire qui est le revêtement de la bouche dont il affleure l'orifice. Ce tube pharyngien sclérifié est plus allongé et frappe plus les yeux chez *G. minor* (Rousselet) où cet auteur l'a signalé (**1891**), qualifiant d'ailleurs lui aussi ce

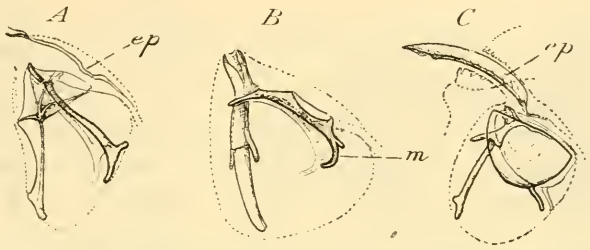


Fig. XXI. Trois types de mastax virgé, vue latérale gauche. *A*, *Diaschiza gibba* (Ehrbg.), × 490. *B*, *Gastropus hyptopus* (Ehrbg.), × 680 ; *C*, *Proales caudata* Bilf., × 1000.

mastax de forcipé. De même *G. stylifer* Imhof où il est très long et protractile.

Une curieuse différenciation nous est offerte par *Proales caudata* Bilfinger. Dans cette espèce (fig. XXI, *C*), nous trouvons également des manubria contribuant à soutenir les parois de la cavité pharyngienne : ils sont énormes, en lame demi-circulaire constituée par les ailes qui sont en général régressées et même nulles dans les mastax virgés, avec un petit appendice inférieur qui représente seul la tige. Leur bord supérieur porte un uncus formé d'une seule dent très aiguë. Mais la partie remarquable est l'épipharynx que nous avons vu dans toutes les formes précédentes, qui s'est différencié en un véritable sabre (*ep*) dont le fourreau est le canal buccal beaucoup plus long que dans les autres mastax virgés et portant à sa voûte cette pièce, en forme de gouttière incurvée et pointue à l'extrémité. Quand le mastax bascule autour de son axe transversal (autre caractère étranger à ceux du type), et vient presque affleurer

la bouche, cette pointe est naturellement projetée hors de celle-ci, à une distance presqu'égale à la largeur du corps de l'animal. Ce curieux appareil, qui n'avait jamais été décrit ni figuré, ne peut évidemment servir qu'à faire brèche dans la carapace d'une proie quelconque ; mais je n'ai pu observer assez longtemps cette forme rare pour connaître les victimes qui lui sont habituelles.

Le mastax de *Scaridium longicaudum* Ehrbg. (fig. XXII) a l'intérêt d'avoir été très mal interprété par Gosse (**1856**) qui en a fait un type asymétrique et très aberrant, alors qu'il diffère fort peu des virgés les plus communs, ce qui a induit à tort Wesenberg-Lund (**1889**), à placer l'animal parmi les Rattulidés. Son erreur est due à ce qu'il ne semble avoir vu l'organe que de profil et a confondu avec lui des différenciations cuticulaires de la bouche. Les rami (*r*) qu'il dit rudimentaires sont au contraire très grands, triangulaires, terminés par deux pointes aiguës (mais non barbelées comme il l'a figuré), saillantes à la bouche ; deux autres dents un peu plus dorsales sont celles des unci (*u*) auxquels se raccordent des manubria d'une forme très particulière et assez élégante, liée certainement encore au soutènement des parois contre la pression atmosphérique. Le fulcrum n'a de particulier que le champignon aplati qui le termine pour servir d'insertion aux fibres des abducteurs et du piston ; c'est la striation musculaire de celui-ci qui forme les « transverse rugæ » figurées par Gosse. Enfin l'épipharynx (*ep*), peu différencié, est d'une belle couleur jaune

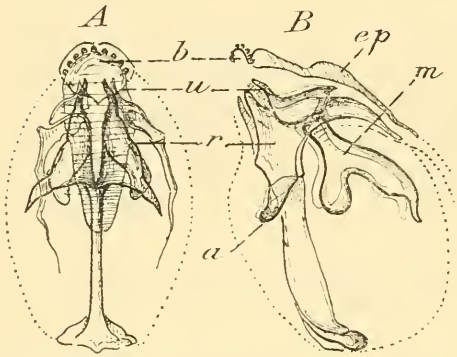


Fig. XXII. Mastax de *Scaridium longicaudum* Ehrbg., × 690. *A*, vue antérieure ; *B*, vue latérale gauche.

orangé (1) et se raccorde à la bouche (*b*) avec une lèvre supérieure semi-circulaire hérissée d'une rangée de petites papilles ou soies que je n'ai pas vues aussi saillantes que le figure l'auteur.

Je rappelle ici pour mémoire le mastax de *Drilophaga Delagei* décrit par moi (**1905***b*) qui est adapté à la fixation du parasite sur son hôte mais ne présente pas de caractères très spéciaux.

4° *Seison annulatus* Claus.

Le mastax des deux espèces de *Seison* a été figuré assez sommairement par Claus (**1876**) ; il a essayé de le rattacher à la nomenclature de Gosse, mais semble avoir mal compris celle-ci, car il en arrive à nier l'existence du fulcrum et des rami, pourtant évidents. Plate (**1887**), chez *Paraseison asplanchnus* Plate, a décrit sans en rechercher les homologies un appareil assez semblable à celui des *Seison*, mais moins évolué, à pièces plus indépendantes et plus mobiles. J'ai étudié cet appareil chez *Seison annulatus* Claus, *S. Grubei*, d'ailleurs beaucoup plus rare à Roscoff, ayant malgré sa taille plus grande des trophi encore plus petits et plus difficiles à distinguer ; je ne suis malheureusement pas sûr d'avoir débrouillé l'enchevêtrement de glandes diverses qui remplit la tête de ces animaux, dont je n'ai pu obtenir de bonnes coupes, et il serait utile d'y revenir dans une étude anatomique d'ensemble.

Le mastax de *S. annulatus* (fig. XXIII) nous représente le dernier terme de l'évolution du type virgé, où les pièces dures sont toutes soudées en une armature cuticulaire d'une seule pièce n'ayant plus d'autre rôle que de soutenir la cavité du piston et d'ailleurs peu développée : les trophi sont minuscules

(1) Plate (1886) croit que l'œil figuré par Ehrenberg et Gosse comme accolé au mastax n'est autre que cet épipharynx coloré ; en réalité l'œil véritable existe à son contact immédiat, sous la face ventrale du cerveau ; ce rapport assez bizarre à première vue de l'œil avec le mastax se rencontre déjà chez les *Euchlanis* auxquelles se rattachent vraisemblablement les *Scaridium* par l'intermédiaire de *Sc. eudactylotum* Gosse.

par rapport à la masse totale de l'organe, formée surtout par les glandes. On y reconnaît un fulcrum (*f*) élargi en bas, strié et dentelé sur son bord inférieur, et deux rami aliformes (*r*) dont chacun se découpe en deux lobes. Immédiatement au-dessus deux petits bâtonnets tangents à la cavité buccale représentent sans doute les unci (*u*) ; il n'y a plus trace de manubria. L'armature pharyngienne se continue directement avec la cuticule du court tube buccal qui fait saillie à l'extrémité de la tête en un orifice circulaire et protractile : le tout rappelle passablement, comme on voit, ce qui existe chez *Gastropus*. Le piston (*p*) est sous-jacent à la branche postérieure des rami à laquelle il s'applique exactement à l'état de relâchement ; on distingue aisément la masse de ses rétracteurs qui remplit la cavité postérieure du fulcrum et constitue toute la musculature apparente de l'organe. On peut constater ses mouvements de temps en temps sur le vivant ; le reste est bien entendu complètement immobile.

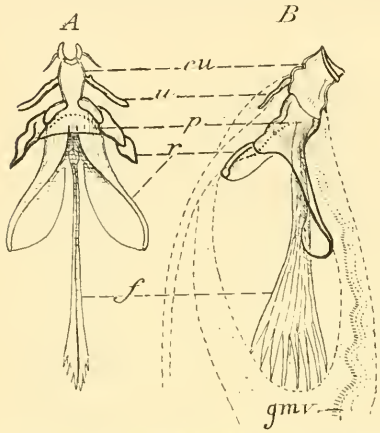


Fig. XXIII. *Seison annulatus* Claus. *A*, trophi isolés, vue postérieure ; *B*, partie supérieure du mastax, vue latérale droite, × 750.

Il existe des glandes salivaires ventrales, très bien développées, et qui sont, ce que nous n'avions pas encore trouvé, au nombre de deux de chaque côté (fig. IV p. 38 et XXIII, *gmv*). Leurs conduits, un peu sinueux dans la masse du mastax, se suivent exactement et paraissent le plus souvent inégalement granuleux, comme si la sécrétion en était différente. Ils longent la branche ventrale des rami pour venir s'ouvrir dans la cavité. Les glandes même sont inégalement développées, la ventrale un peu plus grande le plus souvent. Il semble

bien qu'aucune des autres glandes qui emplissent les parties dorsale et inférieure de la tête, et cachent complètement le cerveau, n'aie de rapports directs avec le mastax ; une partie d'entre elles vont s'ouvrir juste en arrière de la bouche, au niveau de deux petits bâtonnets chitineux qui s'y trouvent, et leurs fonctions comme leurs homologies restent parfaitement inconnues, soit qu'on les compare à des glandes buccales, soit peut-être à l'appareil rétro-cérébral.

5° *Rattulus bicristatus* (Gosse) et les Rattulidés.

Nous avons maintenant à passer en revue, en dehors de l'évolution normale du mastax virgé, quelques types qui s'y rattachent aisément, mais avec des particularités spéciales. Dans les Rattulidés, c'est tout bonnement l'asymétrie du reste de l'organisme qui retentit sur lui (on a vu d'ailleurs qu'il y a souvent une légère asymétrie dans le mastax malléé ou virgé normal) ; ils sont représentés dans la monographie de Gosse (**1856**) par *Rattulus longisetus* (Schrank) et *Diurella porcellus* (Gosse). Nous prendrons comme type celui de *Rattulus bicristatus* (Gosse), très favorable à l'étude vu sa grande taille et déjà figuré par Jennings (**1903**). L'asymétrie y est encore assez restreinte, mais sa complication est difficile à débrouiller à première vue, grâce au grand développement de certaines pièces accessoires.

La forme générale (fig. XXIV) est celle de *N. copeus*, mais notablement plus allongée et altérée par la prédominance bien marquée du côté gauche sur le droit : tandis que le manubrium droit est bacilliforme, le gauche est large et aplati, un peu plus long. Le ramus gauche se prolonge également en une longue alula (*a*) tandis que celle du droit est très courte. Leurs expansions postérieures se soudent complètement en arrière et s'étalent plus bas en une lame mince, renforcée par un bâtonnet cuticulaire oblique (correspondant à ceux que figure Jennings). Au-dessus de cette voûte, on aperçoit une série de dents qui

n'appartiennent pas toutes à l'uncus : celui-ci est raccordé au ramus par un subuncus (*su*), lui-même denté comme chez l'Hydatine, mais prenant ici un grand développement et surtout débordant en avant l'uncus au lieu de lui être sous-jacent. Ses dents sont des baguettes minces, aplaties, divergentes, au nombre de 3 ou 4 à gauche, plus fines mais plus nombreuses à droite où elles sont tout à fait bacillaires. Au subuncus gauche

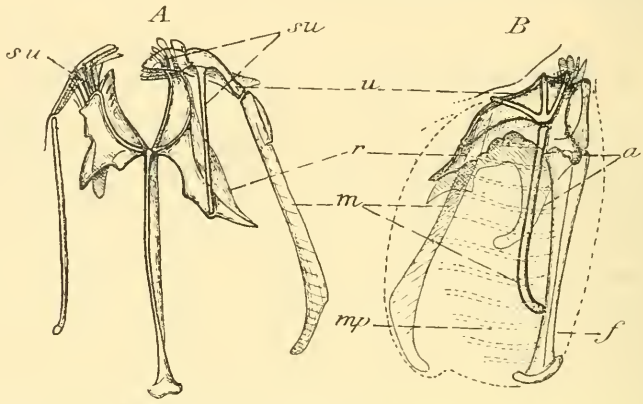


Fig. XXIV. *Rattulus bicristatus* (Gosse),. *A*, trophi vue antérieure ; *B*, mastax entier, vue latérale droite. × 750.

appartient aussi une longue tigelle qui part de la première dent de l'uncus et vient s'appuyer sur le bas du ramus. L'uncus qui vient ensuite (*u*) est triangulaire, lamelleux, muni de chaque côté de 3 dents dont la direction est plus rapprochée de l'horizontale qu'au subuncus. A gauche elles sont toutes très minces, en bâtonnets fortement divergents ; à droite, les deux premières au moins sont épaisses, en lame de couteau, et terminées par une pointe rétrécie à sa base qui semble articulée sur elles.

La musculature est bien développée et sa striation très parfaite (fig. 110 et 111, pl. VIII). Les abducteurs verticaux (*bv*) montant entre ramus et uncus sont faibles, mais il existe des abducteurs incudaux (*bh*) joignant les alulæ au fulcrum presqu'horizontalement (fig. 111) et qui montrent une strie Z

fort nette. Les constricteurs (*dp*), pas très forts, ne se rejoignent pas dorsalement. Sur les coupes (pl. VIII, fig. 109-111), qui mettent bien en évidence l'asymétrie de l'organe, on remarque encore : la structure cellulaire assez nette des parties non différenciées en fibres musculaires; le faible développement de la cavité de succion, plus étroite et surtout plus complètement oblitérée par le piston long et mince que dans les précédents. Les muscles de celui-ci (*mp*) sont extrêmement développés et présentent une exquise striation composée déjà nettement visible sur l'animal vivant (fig. XXIV, *B*) où chaque disque ou strie, à la même hauteur sur toutes les fibrilles qu'on ne distingue pas, se prolonge en une bande sur toute la largeur du mastax. Cet aspect, fréquent d'ailleurs dans les mastax virgés, a fait croire à JENNINGS (**1903**) et ZELINKA (**1907**) à la présence d'une musculature transversale dont ces bandes seraient les fibres ; PLATE (**1886**) parle aussi d'une musculature annulaire. Sur la coupe fig. III l'œsophage n'a pas été représenté, car comme il naît très haut et se trouve, à l'inverse des précédents, assez court, c'est déjà l'estomac qui existe dorsalement au contact du mastax à ce niveau. Quant à la cavité qu'on remarque sur cette coupe, elle ne fait pas bien entendu partie de la lumière du tube digestif, ainsi qu'en témoignent ses bords irréguliers et sans cuticule : elle s'est créée par le jeu du piston, qu'on voit au centre, pour permettre ses mouvements amples et rapides que gênait l'adhérence aux parois ; c'est, en un mot, une sorte de bourse séreuse.

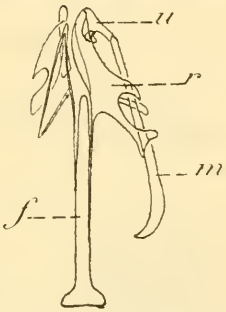


FIG. XXV. Trophi de *Rattulus Henseni* Zel., vue antérieure × 830. D'après ZELINKA.

Je renvoie à JENNINGS pour les divers degrés d'asymétrie que présentent les trophi dans cette famille : chez certains *Rattulus* comme *R. cylindricus* (Imhof), l'asymétrie est encore plus fai-

ble, mais le plus souvent elle est plus grande, et s'accentue surtout dans le g. *Diurella*, chose assez curieuse puisqu'il est moins asymétrique quant aux orteils. Pourtant la forme la plus évoluée à ce point de vue paraît être le *Rattulus Henseni* décrit récemment par ZELINKA (**1907**) dont je reproduis la figure (fig. XXV), dans lequel ramus, uncus et manubrium droits sont fusionnés en une seule masse réduite où il est fort difficile de les reconnaître.

6° *Cathypna luna* (O.-F. Müller).

Dans cette espèce, nous trouvons une apparence assez différente de celle du type virgé ordinaire. La forme générale de l'organe est bien allongée comme d'habitude (fig. XXVI), mais cet allongement porte presqu'exclusivement sur les manubria qui sont fortement cintrés à leur partie inférieure. Le fulcrum (*f*), contrairement à tout ce que nous venons de voir, est très court et dirigé en avant ; les rami s'étalent bien en arrière pour former voûte, mais sont plutôt aplatis qu'excavés. L'uncus a deux dents bien marquées et une troisième rudimentaire. Enfin il existe un épipharynx (*ep*) et une armature latérale à la bouche formés par une cuticule épaissie comme nous venons d'en voir plusieurs exemples. La musculature serait fort intéressante à étudier ; par malheur cette forme est trop petite pour pouvoir être utilement coupée et je n'ai pu avoir de coupes bien orientées de *C. ungulata* Gosse qui s'y prêterait mieux : j'ai pu, en tout cas, m'assurer que le muscle dépresseur du piston, plus postérieur que dans le mastax virgé normal, se porte de celui-ci obliquement en avant et en bas pour s'attacher à la surface

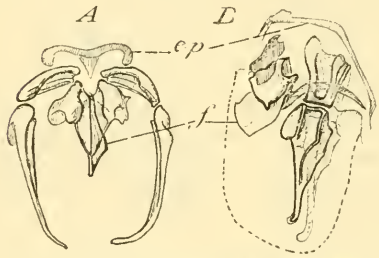


FIG. XXVI. Trophi de *Cathypna luna* (Müller) × 575. *A*, vue antérieure ; *B*, vue latérale gauche.

antérieure de l'organe, et non au fulcrum qu'il ne touche que dans sa partie supérieure. Le fonctionnement paraît celui de tous les mastax virgés. Je n'ai aucune donnée sur l'origine de cette disposition qui semble avoir pris naissance indépendamment de la forme virgée ordinaire, à laquelle elle est d'ailleurs inférieure comme adaptation (rappelons que dans l'Hydatine, la plupart des fibres qui dépriment le plancher ne sont pas insérées au fulcrum). Elle paraît tout à fait générale dans la famille des Cathypnidés et limitée à elle.

7° *Microcodon clavus* Ehrenberg.

Cette forme si curieuse et si aberrante présente un mastax non moins particulier, qui jusqu'ici a été à peine entrevu : les figures de Grenacher (**1869**), Hudson et Gosse (**1886**), Weber (**1888** et **1898**) sont assez sommaires, la première surtout, et difficilement intelligibles et comparables ; on n'en saurait faire un grief à ces auteurs, car on ne pouvait le comprendre qu'après l'étude comparative approfondie à laquelle nous nous sommes livrés.

Ce qui le caractérise (fig. XXVII) est le fait que, très accentué dans le sens virgé, il a gardé néanmoins le mouvement des unci caractéristique du type malléé ou malléo-ramé, si bien qu'il y a une véritable superposition des deux types : sur un long fulcrum en lame de sabre s'insèrent deux rami (*r*) très développés, triangulaires, prolongés en arrière par une expansion assez mince qui se recourbe pour plafonner la cavité. Mais à cette branche horizontale des rami sont superposés les deux petits unci (*u*) présentant la forme typique en gril à 5 ou 6 dents parallèles ; leur manubrium *m*, très peu développé, rappelle ce que nous verrons dans le mastax malléo-ramé. Surtout ils sont extrêmement mobiles, et sur le vivant, malgré les difficultés de l'observation chez cet animal, on les voit nettement s'affronter, s'écarter et se redresser suivant les divers modes de mouvements que nous avons appris à connaître chez l'Hydatine,

les rami restant au contraire, ainsi qu'il est habituel dans le mastax virgé, à peu près immobiles. En effet, l'articulation des premiers sur les seconds est très lâche, se faisant par l'intermédiaire d'un repli subuncal très profond et bien visible sur les pièces traitées par la potasse. Les rami présentent une ébauche d'indentation parallèle à celle des mallei.

Les muscles n'ont pu être étudiés, vu la ténuité de l'organe ; les seuls qu'on voie aisément sont les deux paires puissantes qui s'insèrent à la pointe du fulcrum donnant à l'ensemble l'aspect triangulaire que nous allons voir chez *Synchœta*, et se portant évidemment de là au plancher buccal. Les pièces cuticulaires qui renforcent celui-ci et le plafond de la même cavité sont absolument particulières par leur forme et leur consistance, en même temps que par leur belle couleur violette. La pièce dorsale (*ep*) est impaire, recourbée en voûte et prolongée en avant en deux pointes flanquant la bouche ; dans sa partie postérieure, elle donne naissance à une sorte de court goulot ayant pour bouchon une sphère régulière de la même teinte violette, et résistant aussi à la potasse comme l'a vu GRENACHER, qui est ce qu'on a appelé généralement l'œil (*œ*) et qui se trouve en effet à la pointe du cerveau placé en arrière. Ce rapport ultra-bizarre, au fond le même que nous venons de voir chez *Scaridium* et d'autres formes, est d'une interprétation physiologique difficile : bornons-nous à faire remarquer que cet œil occupe exactement la place de l'organe sensoriel dorsal chez l'Hydatine et le Brachion (1). Le plancher de la

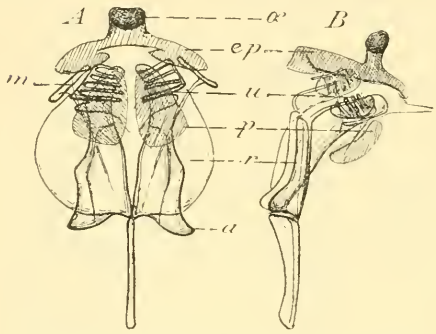


FIG. XXVII. Trophi de *Microcodon clavus* Ehrbg. × 800. *A*, vue antérieure ; *B*, vue latérale gauche.

(1) Un fait est intéressant à rapprocher de celui-ci. Chez *Monommata longiseta* (Müller) var. *grandis* Tessin, ce dernier (1890) a vu les tentacules lombaires ordinaires, tandis que ROUSSELET

cavité, qui joue le rôle de piston, est constitué par deux pièces juxtaposées, en forme de cuiller (*p*) un peu excavées, présentant la même couleur, la même consistance pseudo-cartilagineuse, la même résistance à la potasse que la pièce dorsale.

Quand on la considère de face, la cavité buccale apparaît, au milieu du disque rotateur qu'elle affronte directement et de la couronne de longues membranelles qui l'entoure (voir DE BEAUCHAMP, **1908**, et les figures des auteurs cités), comme bordée en haut et en bas par ces deux lèvres violettes entre lesquelles on aperçoit les petits unci animés de mouvements fréquents ; on voit, par moments, les deux lèvres s'écarter pour un brusque mouvement de succion qui a, grâce à leur coloration, une netteté encore plus grande que dans d'autres. La nourriture de cette forme n'est pas connue.

8° *Synchæta pectinata* Ehrenberg et *Plœsoma Hudsoni* (Imhof)

Le mastax des *Synchæta*, et de *S. pectinata* en particulier, est fort aberrant à première vue et son interprétation exacte n'a jamais été donnée ; on le qualifie en général assez inexactement de forcipé. GOSSE le premier (**1856**) a donné une figure des trophi chez *S. tremula* Ehrbg., d'ailleurs incomplète, ce qui n'a rien d'étonnant vu leur ténuité et la difficulté de les isoler. Il a pressenti leurs rapports avec le mastax virgé, puisqu'il les décrit entre les types de ceux-ci et ceux du mastax forcipé (on sait que la nomenclature actuelle est postérieure de trente ans à ce mémoire). HUDSON (**1870**) n'ajouta rien à sa description sauf quelques détails sur les muscles. ROUSSELET seul (**1902**) a donné une bonne figure des trophi isolés et quelques aperçus sur leur fonctionnement, mais sans dire un mot de leurs rapports avec la cavité et les muscles, qui ne peuvent guère d'ail-

(**1895**) observait à leur place deux sphérules rougeâtres : il semble donc qu'un organe sensoriel pigmentaire, et peut-être visuel (?), puisse dans certains cas remplacer un organe sensoriel sétigère et tactile.

leurs être élucidés que par les coupes. Enfin ZELINKA (**1907**) a donné une description très détaillée d'une forme assez éloignée de la nôtre sur laquelle nous reviendrons.

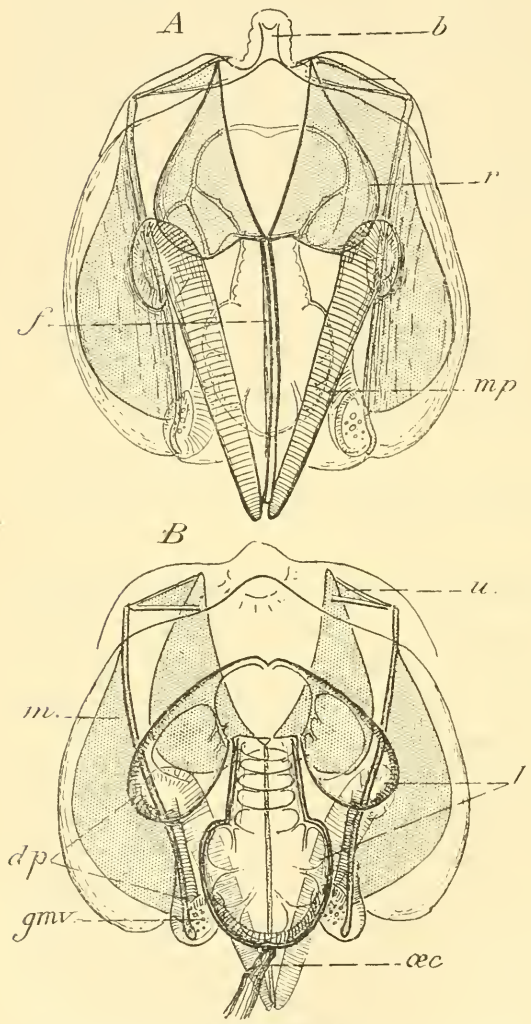


FIG. XXVIII. Mastax de *Synchæta pectinata* Ehrbg. × 410. *A*, vue antérieure ; *B*, vue postérieure. Les pièces dures sont indiquées en grisé.

Au lieu d'un organe condensé et massif comme tous ceux que nous avons décrits jusqu'ici, le mastax de *S. pectinata*, qui remplit presque la moitié du corps de l'animal, frappe d'abord par sa dilatation, sa transparence et l'importance de sa cavité dont se détachent des muscles bien individualisés, tandis que les pièces dures sont, en raison de leur minceur, presqu'invisibles sur l'animal entier. La forme générale (fig. XXVIII) est globuleuse, ses diamètres principaux étant sensiblement égaux, bien qu'à première vue on soit tenté, vu la présence du grand V mus-

culaire de la face antérieure, de lui attribuer une forme conique. L'hypochlorite permet beaucoup mieux que la potasse à froid d'isoler complètement les trophi en dissolvant les masses musculaires qui les masquent, si gonflées qu'elles soient par le réactif. Après son action, on voit que ceux-ci épousent la forme globuleuse de la cavité, dont ils soutiennent les parois : (je les ai indiqués en grisaille sur les figures XXVIII et XXIX ; voir les figures des pièces isolées dans Rousselet, **1902**, pl. IV, fig. 7) : l'incus est recourbé dans le plan sagittal, la direction du fulcrum (*f*) formant un angle obtus avec celle des rami (*r*). Le premier est une longue baguette aplatie, les seconds sont lamelleux, aliformes. Les manubria (*m*) sont courbés en sens inverse de l'incus dont, très distants en arrière au niveau de leur coude, ils se rapprochent aux deux extrémités, et présentent dans la partie supérieure une semblable dilatation aliforme appropriée à soutenir les parois de la cavité. Quant aux unci (*u*) ils sont réduits, triangulaires et lamelleux, avec une dent antérieure aiguë qui fait saillie à la bouche sans pouvoir en sortir.

Précisons immédiatement les rapports de ces pièces et la nature de la cavité du mastax, sans quoi il nous serait impossible d'interpréter sa musculature. Sur la coupe longitudinale (fig. 119, pl. VIII) on voit que la lumière de l'organe, qu'on peut croire tout à fait libre à l'observer par transparence, est en réalité obstruée en grande partie par une masse dans laquelle nous reconnaissons immédiatement le piston des mastax virgés (*p*), mais dont le contenu protoplasmique s'est tellement vacuolisé et désagrégé qu'il n'en subsiste que quelques débris dans les angles et des trabécules presque imperceptibles entre les fibres musculaires ; on croit d'abord sur la coupe transversale 121 pl. IX avoir affaire à une seconde cavité centrale à la lumière, mais sans communication avec elle. La cavité réelle (*l*) se trouve par ce piston partagée en plusieurs diverticules : l'antérieur, spacieux, descend jusqu'au fulcrum, le postérieur est en réalité l'œsophage, détaché de la cavité presqu'à la

hauteur de la bouche comme dans le mastax virgé normal, mais à l'inverse de celui-ci restant inclus dans la masse de l'organe bien qu'individualisé (voir les coupes 121 et 122), jusqu'au niveau très bas où il s'en détache (*œc* fig. 123). Il est dilaté dans sa partie inférieure. Enfin deux diverticules latéraux descendent un peu sur les côtés de cet œsophage. Leur paroi, comme la sienne, présente des caractères particuliers : elle est doublée d'une cuticule mince (*cu*) avec des crêtes transversales assez régulières qui, sur les coupes, sont des trabécules reliant deux feuillets superposés de la paroi ; le tout se colore vitalement par le neutralrot. L'œsophage intra-pharyngien avec ses deux diverticules forme un organe en champignon creux, saillant sur la face dorsale (fig. XXVIII, *B*) du mastax où l'ont déjà vu et figuré les auteurs.

A l'inverse de ce qui a lieu dans les mastax ordinaires, les muscles principaux sautent aux yeux ; néanmoins on se trompe facilement sur leur nature et leurs insertions. Deux petits muscles abducteurs réunissent le fulcrum à la base des rami ; on ne les voit guère que sur les coupes (fig. 121 *bv*). Par la face ventrale (fig. XXVIII, *A*) on aperçoit deux muscles *mp* formant V qui divergent depuis la pointe inférieure du fulcrum et vers le milieu de la hauteur du mastax s'incurvent en formant une sorte de peloton. On croit au premier abord, comme l'a fait Hudson, qu'ils s'insèrent à ce niveau aux rami et représentent les abducteurs ; mais on peut se convaincre sur la vue latérale et sur les coupes qu'ils n'ont aucun rapport avec eux, et au-dessus du peloton remontent en s'atténuant pour se terminer sous la surface du piston : ce sont tout bonnement les dépresseurs du plancher, dont la disposition si particulière semble due au fait qu'au lieu de dilater la cavité dans le sens vertical en abaissant le piston, ils la dilatent en amincissant celui-ci par traction sur la paroi interne des diverticules latéro-œsophagiens avec lesquels ils sont en rapports intimes. Enfin deux autres muscles s'insèrent à l'extrémité des manubria, décrivent eux aussi une circonvolution enserrant un peu de

protoplasma granuleux (peut-être un reste de glande salivaire *gmv*) et viennent se perdre sur la dilatation de l'œsophage intérieur (fig. XXIX, *dp*). Ils représentent évidemment les abducteurs verticaux entraînés vers le bas par le déplacement de l'œsophage.

Il est clair d'après cette description que les analogies de ce mastax avec le type forcipé sont plus apparentes que réelles ; son épaisseur antéro-postérieure suffirait à l'en écarter. Le mouvement de pince des rami, qui existe d'ailleurs dans beaucoup de mastax virgés, est assez faible, comme l'indique le peu de développement de la musculature, leur protractilité nulle, comme l'a bien reconnu Rousselet. La grande dilatation du mastax, le développement de sa cavité qui peut être encore agrandie lors de la succion par la contraction des grands muscles dépresseurs et de ceux des manubria, qui semblent tirer ces pièces en arrière, paraissent en rapport avec l'ingestion de proies volumineuses qui, saisies par la pince des rami, seraient aspirées à l'intérieur de la bouche, au lieu d'être simplement vidées comme dans les mastax virgés ordinaires. De fait, tandis que Rousselet dit que leur nourriture consiste en assez petites particules, Hudson a vu à leur intérieur des *Sphœrosira* et j'ai moi-même observé deux de ces animaux ayant avalé des *Anuræa aculeata ;* dans

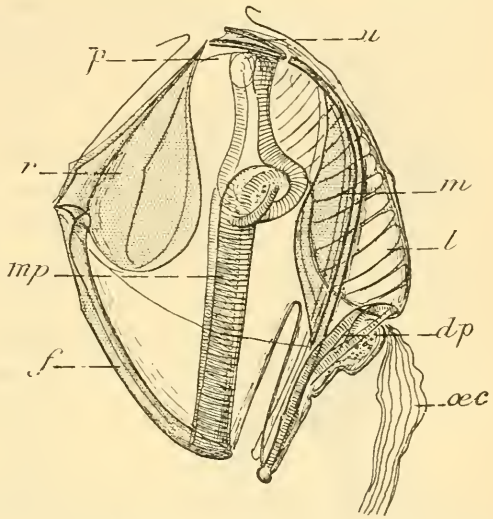


Fig. XXIX. Mastax de *Synchæta pectinata* Ehrbg. × 410. Vue latérale gauche. Les pièces dures sont indiquées en grisé.

l'une, la proie était encore vivante à l'intérieur du mastax.

Rousselet (**1902**) reconnaît dans le g. *Synchœta* deux groupes d'espèces dont l'une, se rapportant à celle que nous venons de décrire, a un uncus lamelleux à une seule dent, l'autre, ayant pour type *S. tremula* Ehrbg., n'en diffère guère que par son uncus pluridenté. Mais récemment Zelinka (**1907**) a donné d'un type assez éloigné réalisé par sa *S. atlantica* une description extrêmement longue et méticuleuse à son ordinaire, mais qui se ressent de l'absence d'une bonne interprétation des formes normales : il se spécialise surtout par un plus grand développement des appendices aliformes du manubrium, la soudure au ramus de l'uncus multidenté qui ne peut en être séparé et que prolongent des denticules au bord postérieur du manubrium. Le tout est compliqué par des crêtes et apophyses dans tous les sens. Somme toute, ce sont là phénomènes analogues à ceux qui s'observent dans les mastax virgés les plus évolués. Le grand muscle en V est remplacé par trois paires au moins de muscles analogues.

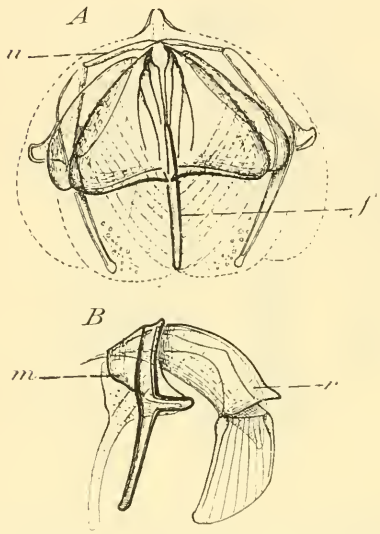


Fig. XXX. *Plœsoma Hudsoni* (Imhof). *A*, mastax entier, vue ventrale ; *B*, trophi isolés, vue latérale droite, × 440.

Le mastax si spécial des *Synchœta* est rattaché au type virgé normal dont il dérive évidemment par quelques intermédiaires (1) ; d'abord celui de *Polyarthra platyptera* Ehrbg., bien figuré par Gosse (**1856**) et sur lequel je ne reviens pas, puis celui fort analogue des *Plœsoma*. J'en donne une figure (fig. XXX)

(1) La première ébauche en est peut-être chez *Diaschiza lacinulata* (Müller), où le mastax est plus dilaté que dans le reste du genre ; voir les figures de Gosse.

chez *Plœsoma Hudsoni* (Imhof) ; n'ayant eu par malheur de cette forme à couper que quelques exemplaires fixés en masse à l'acide osmique, je n'ai pu arriver à obtenir des différenciations suffisantes pour une étude approfondie. Je figure simplement une coupe sagittale qui montrera du premier coup d'œil les rapports avec *Synchæta* comme avec *Copeus* (fig. 118, pl. VIII). Sa cavité est beaucoup moins développée que dans la première forme, le fulcrum est large et les rami très dilatés forment deux ailes qui, au lieu de se rabattre en arrière, reviennent en avant pour agrandir la cavité et sont carénées. L'uncus et le manubrium sont à peine modifiés : le dernier envoie en avant une apophyse, ébauche de la grande aile de *Synchæta*, et servant comme elle à soutenir les parois. La musculature est très développée. Ce mastax peut certainement servir à la préhension, mais fonctionne aussi comme un mastax suceur ordinaire : d'après Wesenberg-Lund (**1904**), *Pl. Hudsoni* fait sa nourriture principale de *Ceratium hirundinella* dont il vide la carapace.

Chapitre III. — L'évolution vers le premier type préhenseur (forcipé).

1° *Eosphora digitata* Ehrenberg.

Ce mastax va nous fournir une transition intéressante du type mixte fourni par les mastax malléés au type franchement préhenseur. Il n'en a encore été donné aucune figure ou description, car je n'en ai parlé qu'en passant dans ma note **1905***a*.

La forme générale et les proportions de l'ensemble ne diffèrent pas sensiblement de celles de l'Hydatine (fig. XXXI), sauf un allongement un peu plus grand dans le sens vertical, qu'on retrouve sur les trophi isolés qui affleurent presqu'immédiatement les lèvres soutenues par deux épaississements cuticulaires latéraux en forme de V couché. Le fulcrum (*f*) est en lame assez allongée, les rami (*r*) forment deux larges expan-

sions qui rappellent un peu à première vue le mastax virgé mais ne servent guère de corps de pompe, le piston étant réduit : elles sont amincies ou fenêtrées et se terminent par une large alula (*a*). Les proportions des deux parties de l'incus permettent le grand développement des muscles abducteurs, dont le rôle est capital dans la préhension. Les deux branches de la pince se prolongent un peu en arrière comme nous le verrons chez *Triphylus*. L'uncus (*u*) superposé au ramus sur lequel il est pour ainsi dire moulé, forme la dent de la pince : bien que sa forme soit presque celle d'un uncus d'Hydatine ou d'Euchlanis, il ne porte qu'une seule forte dent, légèrement bifide et correspondant à l'antérieure de ces formes, la partie postérieure étant lamelleuse et en voie d'atrophie. Le manubrium (*m*) a le même allongement dans le sens vertical intéressant la tige seule, tandis que les deux ailes sont très réduites. Enfin, l'œsophage naît très haut comme dans le mastax virgé, et l'allongement des pièces est donc presque transversal par rapport à l'axe.

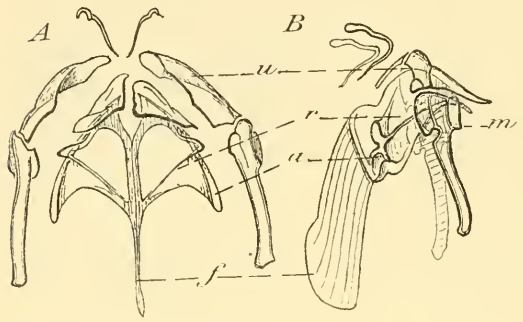


Fig. XXXI. Trophi d'*Eosphora digitata* Ehrbg. × 750. *A*, vue postérieure ; *B*, vue latérale gauche.

Des parties molles il y a peu de choses à dire : on devine sans peine les changements apportés dans la musculature par la prédominance des mouvements verticaux. A noter le développement remarquable des glandes salivaires ventrales chez cette espèce, dont j'ai déjà parlé en **1905***a*. On peut y voir facilement le produit de sécrétion, avec les caractères histologiques de celui des glandes gastriques (pl. III, fig. 26). Il n'existe pas d'organe sensoriel dorsal, mais on remarque dans le plancher buccal des noyaux qui semblent appartenir aux

cellules nerveuses d'un ganglion du mastax. Les fonctions sont celles que fait prévoir l'anatomie. L'animal semble se nourrir uniquement d'autres Rotifères, le plus souvent de petite taille, mais parfois plus grande : j'en ai vu un engloutir une Euchlanis qui n'était pas beaucoup plus petite que lui-même. On voit alors sous l'action des muscles extrinsèques le mastax basculer en avant, amenant la direction du fulcrum dans l'axe du corps, et l'uncus, saillant à la bouche (qu'il ne peut néanmoins dépasser), saisit la proie et l'entraîne dans celle-ci par le mouvement inverse. Dans le cas d'une proie volumineuse comme l'Euchlanis en question, l'animal tâtonne jusqu'à ce qu'il l'ait saisie par une partie molle (la base de l'appareil rotateur en dépit de son invagination). Par des mouvements de pince et de bascule successifs, elle est peu à peu vidée et attirée dans le tube digestif où elle finit par disparaître y compris les orteils.

2° *Diglena forcipata* Ehrenberg.

C'est bien entendu dans Gosse (**1856**) que nous trouvons la première description et la seule détaillée de ce mastax. Ce qui le caractérise (fig. XXXII) est un aplatissement général des pièces dans le sens antéro-postérieur (en réalité l'allongement est presque transversal par rapport à l'axe digestif) qui les réduit à une double pince uniquement capable de s'ouvrir et de se refermer, de s'étendre et de se rabattre : la réduction de l'uncus à une seule dent en est le trait dominant.

L'incus au lieu de la forme compliquée des espèces précédentes a celle d'une simple cisaille s'ouvrant et se fermant dans un seul plan, qui est le plan vertical, et dont la charnière est formée par l'extrémité supérieure du fulcrum (*f*). De face, chaque ramus a la forme en serpette caractéristique des dents des Annélides, des mandibules des Insectes et autres pièces du même rôle ; son bord interne porterait d'après Gosse une

série de crêtes transversales terminées chacune par deux soies appariées à celles du côté opposé. Je n'ai pas retrouvé exactement cette disposition : il s'agit d'une série de denticules à pointe plutôt obtuse et bords parallèles, neuf ou dix de chaque côté, rangés en dents de peigne, et reliés par une sorte de lame de renforcement verticale. En haut la mandibule se termine par une forte dent recourbée se croisant avec celle du côté opposée et supportant celle de l'uncus ; en outre

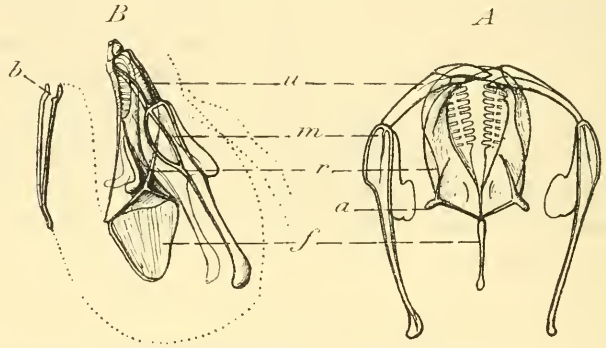


Fig. XXXII. Trophi de *Diglena forcipata* Ehrbg. × 440. *A*, vue postérieure ; *B*, vue latérale gauche.

elle est doublée dorsalement par une autre apophyse recourbée, un peu plus basse, qui l'aide dans cette fonction. Le bord externe du ramus se termine en bas par une courte apophyse styliforme qui se porte en dehors ; c'est l'alula (*a*) dont on saisit à première vue le rôle : donner insertion aux muscles abducteurs. De profil, (fig. XXXII, *B*), le ramus est moins aplati qu'il ne le semblait tout à l'heure : il a la forme d'une pyramide triangulaire dont la pointe recourbée en avant est l'alula et dont la base s'effile en haut pour donner le crochet terminal, tandis qu'elle s'articule par tout son côté inférieur sur le fulcrum, qui a la forme également d'un triangle à sommet mousse. On remarquera que, comme les autres pièces, il est allongé dans le sens vertical uniquement au lieu de se projeter en avant ainsi que chez l'Hydatine.

L'uncus (*u*) est réduit à une seule dent, mais non complète-

ment ainsi que l'a cru Gosse et qu'il le paraît à un examen superficiel : la seconde dent signalée par cet auteur chez *D. grandis* Ehrbg. et *Eosphora aurita* (Ehrbg.) existe aussi dans *D. forcipata*, postérieure à la principale et beaucoup plus petite : les deux s'entrecroisent avec celles du côté opposé (il ne s'agit ici que de la pointe de l'uncus, car il est nettement biarticulé au point où il s'appuie sur le ramus). La pièce basale, longue et incurvée, est elle-même doublée de deux petites baguettes dont la postérieure correspond à la dent accessoire. Quant aux manubria, allongés et faiblement incurvés, ils ne diffèrent guère de ceux du type virgé ; leurs expansions aliformes sont également très réduites, surtout l'antérieure. Considéré dans son ensemble, le mastax est quadrangulaire à grand axe vertical ; le côté inférieur seul montre, peu accusée, la trilobation fondamentale. Il affleure directement la bouche, beaucoup plus qu'aucun de ceux que nous avons vus jusqu'ici ; celle-ci, très allongée verticalement, a ses bords soutenus par un cadre élastique en forme de V qui la maintient béante pendant la protraction des mandibules. Le sillon vertical qui partage la plaque buccale en deux moitiés asymétriques (voir ma figure **1907***a*), se prolonge au-dessus d'elle, et son fond est occupé là par une petite crête verticale non ciliée, aux parois épaissies, qu'on voit très distinctement sur la coupe 112, pl. VIII) et qui existe aussi chez l'Euchlanis. L'œsophage naît bien entendu dorsalement et très haut.

La disposition de la musculature (coupes 112 à 116 et schéma XLIX p. 273) se comprend du premier coup en partant de la notion que le mastax de *Diglena* représente une tranche verticale de celui d'*Hydatina* (comparer les deux figures de face XV, *A* et XXXII, *A*), douée de mobilité dans un seul plan au lieu de la mobilité dans deux plans presqu'à angle droit qui complique tellement la description de ce dernier. Nous trouvons bien entendu un développement prépondérant des abducteurs verticaux (*bv*) qui ont un faisceau inséré d'une part à l'alula, de l'autre au fulcrum sous lequel ils viennent former

sangle (1), et un autre inséré à tout le bord externe du ramus jusque sous l'uncus (fig. 113 et 144) qui se porte à la pointe du manubrium qu'il double, puis remonte constituer le muscle extenseur sur son bord externe. Les constricteurs sont dans l'ensemble peu développés : ils ont peu de place en arrière entre la bouche et l'œsophage. Leur rôle est surtout joué par des fibres ventrales (*da*) qui s'insèrent aux côtés de la bouche et dont les plus inférieures au moins sont des boucles éparses des abducteurs horizontaux que l'absence d'insertion au fulcrum et le changement de plan suffit à changer de rôle. Quant aux dépresseurs du plancher buccal, ils sont rudimentaires, celui-ci étant devenu presque virtuel par l'aplatissement des rami : ils sont réduits à quelques fibres éparses en arrière du fulcrum. Il est particulièrement instructif de comparer la coupe sagittale du mastax de *Notommata copeus* (fig. 105) avec la coupe correspondante de *Diglena* (fig. 117), l'une montrant la grosse masse postérieure formée par les dépresseurs, l'autre rien en arrière du fulcrum, auquel les masses des abducteurs sont latérales.

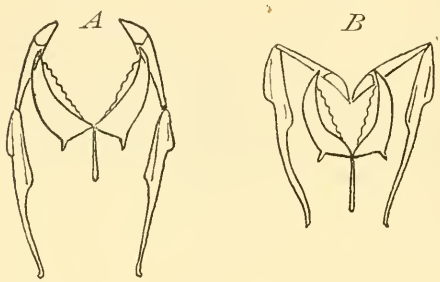


Fig. XXXIII. Schéma des mouvements des trophi de *Diglena forcipata* Ehrbg. *A*, protraction des unci, *B*, rabattement.

Le fonctionnement des trophi est aisé à comprendre ; il y faut distinguer : 1° le mouvement de pince des rami qui s'ouvrent et se ferment autour de leur insertion au fulcrum en entraînant avec eux les mallei ; 2° le mouvement de levier des unci sur leur articulation au ramus ; 3° les mouvements de protraction et de rétraction du mastax entier. Les mouvements

(1) Il a donc les insertions des abducteurs que nous avons qualifiés d'*incudaux* chez l'Hydatine, mais qui sont horizontaux ; c'est ce qui explique que nous n'ayons pas généralisé ce terme qui change de valeur physiologique suivant le type du mastax.

de rotation autour d'un axe transversal, si accentués encore dans *Eosphora*, sont presque nuls ici, les trophi affleurant directement la bouche et venant faire saillie au dehors par simple protraction. A ce moment (fig. XXXIII, *A*), les rami s'ouvrent et les unci basculant autour de leurs pointes se placent à peu près dans leur prolongement, formant la pince formidable et très saillante qui a valu son nom à l'espèce ; il suffit pour entraîner la proie dans la bouche qu'ils basculent en sens inverse (*B*) ; elle se trouve alors saisie par la cisaille des rami qui peut, en se refermant, couper une carapace dure (l'animal se nourrit surtout d'autres Rotifères). Mais il n'y a pas mastication et broyage comme dans le mastax malléé et la nourriture arrive immédiatement dans l'œsophage. Quand l'animal est inquiété, il rétracte toute son extrémité antérieure, laissant saillir seulement au milieu de l'orifice d'invagination les deux branches courbes de la pince, semblables aux mandibules d'un Fourmilion, qui peuvent tenir en respect l'ennemi le plus redoutable. Ce type très différencié de mastax est d'ailleurs à peu près propre à la plupart des espèces du genre *Diglena* et à l'*Eosphora aurita* qu'Ehrenberg y plaça d'abord et qui en est peut-être en effet plus voisine que d'*E. digitata*.

3° *Taphrocampa Saundersæ* Hudson et formes voisines.

La forme particulière de mastax forcipé dont il va être question caractérise tout un groupe de Notommatidés placés actuellement dans une demi-douzaine de genres différents, mais qui mériteraient d'être réunis en un seul, ayant en commun beaucoup d'autres traits d'organisation. N'ayant encore point eu le temps d'en faire une revision, j'en énumère seulement les principales : ce sont *Furcularia marina* Duj., *Pleurotrocha marina* Bgdl., *Pl. littoralis* Lvdr. et *Pl. tridentata* Lie-Pettersen, *Proales felis* Ehrbg., *Distemma forcipatum* Ehrbg. et *D. raptor* Gosse, *Diglena clastopis* Gosse, *D. rosa* Gosse et *D. Rousseleti* Lie-Pettersen, *Taphrocampa Saundersæ* Huds., etc. Je décrirai

d'abord le mastax de cette dernière espèce (absolument différent de celui du type du genre *T. annulosa* Gosse), car elle est la seule que j'aie pu me procurer en grande quantité.

Le mastax de *T. Saundersæ* (fig. XXXIV) frappe d'abord par la petitesse et la simplicité de ses pièces dures, à laquelle correspond une très grande réduction de la musculature, la masse de l'organe étant formée d'une grappe de cellules indifférenciées dont certaines peut-être sont glandulaires. Cette petitesse m'a empêché de l'étudier sur les coupes, mais il est aisé de se rendre compte de sa structure *in toto*. Par rapport à *Diglena* son caractère essentiel est la soudure complète de l'uncus au ramus, qui le réduit à une pince aussi simple que possible ayant le fulcrum (*f*) pour charnière, et sur les deux mors de laquelle s'articulent, vers le milieu, les mallei. La partie du mors inférieure à cette articulation est large, fenêtrée ; la seconde se réduit à une dent aiguë et recourbée dont on serait fort empêché de dire si elle appartient en propre au ramus, l'uncus ayant disparu, ou si elle représente celui-ci, n'étaient les formes dont nous allons parler où il existe de chaque côté deux dents correspondant à ces deux parties. La plus interne seule, soit le ramus (*r*), semble avoir persisté ici, sa base étant engaînée par une écaille aplatie (*u*) qui s'articule au manubrium (*m*) et représente l'uncus. Le manubrium même a la forme d'une baguette cintrée, arrondie à l'extrémité; il est placé dans un plan franchement dorsal par rapport à celui de l'incus et formant avec lui un angle assez accentué.

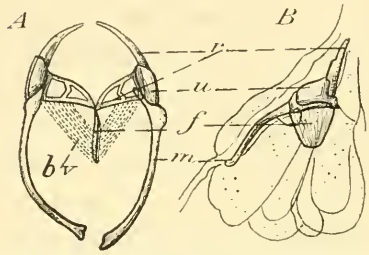


FIG. XXXIV. *Taphrocampa Saundersæ* Hudson. *A*, trophi et muscles abducteurs, vue antérieure ; *B*, mastax entier, vue latérale droite. × 945.

Le fulcrum est large d'avant en arrière, mais court. On le voit nettement donner insertion à deux petits muscles arrivant à l'angle de l'uncus et du manubrium (*bv*) et produisant l'ou-

verture de la pince, seul mouvement dont elle soit capable ; la fermeture est évidemment due à un constricteur postérieur, d'ailleurs difficile à voir. Ces mouvements sont liés à la protractilité très forte du mastax : on voit, surtout de profil, les trophi faire saillie hors de la bouche à un tel point qu'il arrive souvent, chez les animaux de ce groupe, un accident bizarre déjà aperçu par Gosse (1889) chez son *Distemma platyceps* : les rami se luxent pour ainsi dire hors du mastax, se placent un peu en travers et n'y peuvent plus rentrer. Dans le mouvement d'ouverture et de fermeture, les manubria restent à peu près immobiles, pivotant sur leurs extrémités inférieures qui se touchent presque. Par rapport à celui de *Diglena*, ce type de mastax montre sans doute une plus grande robustesse, mais lui est nettement inférieur par la facilité à saisir des proies volumineuses et les entraîner dans la bouche que donnait le mouvement de l'uncus sur le ramus. Pourtant les *T. Saundersæ* arrivent fort bien à dévorer de grosses Euglènes, atteignant la moitié de leur taille propre.

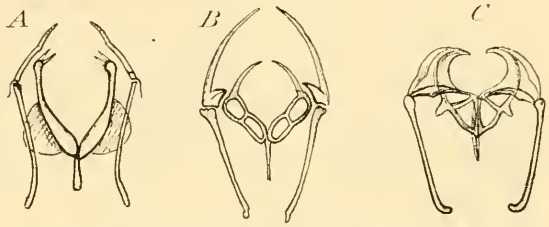


Fig. XXXV. Vue postérieure des trophi : *A*, de *Diglena birophis* Gosse × 700 ; *B*, de *Diglena clastopis* Gosse × 700 ; *C*, de *Pleurotrocha littoralis* Levdr. × 700.

Les variations du type chez les formes que nous lui rapportons sont assez faibles : chez une espèce non encore décrite, commensale des *Asellus*, l'uncus est encore un peu mobile sur le ramus avec tendance à lui devenir parallèle. Chez *Diglena clastopis* (fig. XXXV, *B*) et *Distemma raptor*, il forme une dent distincte et assez écartée de lui, bien que solidaire dans ses mouvements. Chez *Pleurotrocha littoralis* (fig. XXXV, *C*) où elles sont plus massives, elles arrivent à se toucher. Il existe d'ailleurs dans celle-ci une seconde dent de l'uncus, faisant un

angle de près de 90° avec la principale, et reposant sur une apophyse postérieure du ramus : qu'on se figure un mastax d'Hydatine où la première et la cinquième dent de l'uncus auraient seules persisté, puis qu'on aurait aplati dans le sens vertical. Cette dent, qui n'est d'aucun usage, prouverait à elle seule que le type forcipé n'est pas primitif, comme on l'a dit, et dérive du malléé. Enfin, chez *Diglena Rousseleti* (voir Lie-Pettersen, **1905**), le ramus et l'uncus sont soudés en une seule dent où la ligne suturale est encore bien visible.

A ce type, il faut rattacher, en dehors des formes précédentes, le mastax des *Albertia*, parasites de l'intestin des Oligochètes où elles s'attachent à la muqueuse par leur trophi évaginé, qui n'en diffère que par des détails de forme. Mentionnons enfin comme ébauchant une évolution dans le même sens celui de *Diglena biraphis* Gosse qui n'avait jamais été figuré (fig. XXXV, *A*) : il est fort curieux par ses rami en pince allongée, à alula lamelleuse, terminés par deux petites dents sur une tête renflée, et ses mallei allongés et filiformes à uncus à peine distinct du manubrium, tangents au ramus plutôt qu'articulés avec lui. Le parallélisme de l'uncus et du ramus est la vraie caractéristique de ce sous-type et entraîne leur soudure et leur fusion plus ou moins complète dans les formes que nous avons vues.

Chapitre IV. — **L'évolution vers le second type préhenseur (incudé).**

1° *Triphylus lacustris* (Ehrenberg).

Le mastax de *Triphylus* est fort important au point de vue de l'origine et de l'interprétation du mastax incudé, dont jusqu'ici les rapports exacts n'ont point été aperçus. Il est très rapproché, comme d'ailleurs toute l'organisation de l'animal, de celui d'*Eosphora digitata* Ehrbg (voir p. 219). Ce qui frappe dans l'étude des parties dures, c'est une disposition dont nous trou-

vions l'ébauche chez celle-ci : le prolongement en arrière de la partie supérieure du ramus qui vient, comme le montre la figure XXXVI, *C*, former pour ainsi dire une seconde pince à pointes postérieures, placée dans le plan de la lumière, par conséquent à angle droit de la première, dont les mors sont dentés. Cette disposition est très nette sur la vue de profil *B*, où l'on remarque que le malleus forme à peu près la bissectrice de cet angle. L'uncus est réduit à une dent, les autres

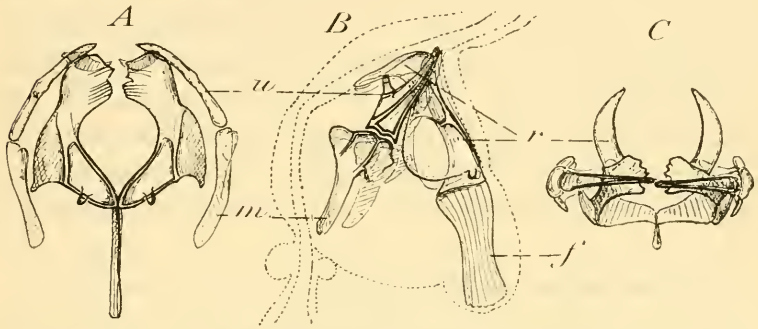


Fig. XXXVI. Trophi de *Triphylus lacustris* (Ehrbg.) × 410. *A*, vue antérieure; *B*, vue latérale droite ; *C*, vue supérieure.

pièces n'ont rien de particulier. Sur les coupes, la même disposition se retrouve aisément (pl. IX, fig. 124 à 126 et 127 à 130). On voit là qu'il n'y a pas deux plans de muscles pour mouvoir ces deux pinces, ou plutôt cette double pince, dans les deux plans ; ils ne sont développés que dans le sens vertical (*bv* fig. 128) et s'insèrent à l'alula. Par suite de la position un peu oblique du fulcrum, ils peuvent aussi contribuer à écarter les branches postérieures : il n'y a donc encore là physiologiquement qu'une pince dont les mors coudés s'ouvrent ensemble sans avoir un double mouvement correspondant à leur double direction. Les fibres dissociées des abducteurs malléaux et des adducteurs (*dp*) n'ont rien de spécial, et les glandes sont très réduites.

La cavité pharyngienne est précédée, à l'inverse d'*Eosphora*, d'un canal buccal véritable, quoique court, à parois épaisses

mais très dilatables grâce à sa forme en X (fig. 127). Au niveau des pièces dures, on voit la lumière se dilater, mais sa forme générale persiste jusqu'à l'entrée de l'œsophage, une gouttière profonde de la voûte représentant la branche supérieure. On comprendra aisément le rôle de cette disposition quand on aura considéré le fonctionnement de l'organe, sur lequel je n'ai malheureusement pu faire que peu d'observations, vu la rareté de cette forme : le mouvement de bascule en avant autour d'un axe transversal que nous trouvions déjà chez *Hydatina* et *Eosphora* est beaucoup plus accentué, de façon à amener en prise la partie postérieure de la pince, ce qui exige le déplissement de la voûte. D'autre part, ce mouvement permet une véritable projection en avant, par rotation, de la pince, qui n'a, par conséquent, plus besoin d'affleurer directement la bouche comme dans le mastax franchement forcipé.

2° *Asplanchna amphora* Hudson et formes voisines.

Le mastax des *Asplanchna* est remarquable par sa grande taille et sa structure bizarre, à première vue très aberrante, qui, jointe aux autres particularités de la famille a poussé quelques auteurs à en faire un groupe tout à fait à part. Une étude approfondie, ainsi que la connaissance des intermédiaires, conduiront au contraire à le rattacher de près aux autres types. Par sa complication extérieure, il semble avoir découragé les descripteurs : Gosse (**1856**) l'a décrit, en dehors des pièces dures, d'une façon fort rapide, l'interprétant comme une sorte de « jabot » qui renferme les mâchoires plutôt que comme un mastax correspondant aux autres dans son ensemble. Plate (**1886***b*) chez *Asplanchnopus* et Masius (**1890**), qui a bien vu les parties molles, ont ajouté quelques détails sans en donner une conception nette qui explique ses homologies et son fonctionnement. Par contre les trophi, d'une grande importance systématique, ont été figurés dans chaque espèce, mais toujours incomplètement comme nous l'allons voir.

Abordons de suite le point capital de la comparaison : tout le monde sait depuis Ehrenberg qu'ils se composent de deux pièces courbées en cornes d'Antilope (fig. XXXVII, *A*) (1) formant une pince puissante et protractile, et depuis Gosse, que ces deux pièces sont les rami du mastax normal. Ce dernier est arrivé à cette conclusion en le comparant au mastax forcipé que nous avons déjà décrit, et il les range l'un à côté de l'autre sans y insister davantage. D'après ce que nous avons dit de celui-ci, on devrait donc croire que cette pince est placée dans le mastax la pointe en haut, prête à sortir par simple protraction. Or, un coup d'œil sur le mastax entier montre qu'au contraire elle est placée sur le plancher la pointe en arrière, dans la direction à peu près horizontale de l'axe bucco-œsophagien, et que pour saisir la proie elle doit se rabattre autour de sa partie impaire, seule engagée hors des tissus, et faire saillie hors de la bouche, comme une langue de grenouille se rabat autour de sa pointe. La différence saute aux yeux et paraît exclure tout rapprochement. Aucun auteur n'a essayé de lever cette difficulté pour une raison simple, c'est que, si invraisemblable que cela paraisse, aucun ne l'a aperçue : on ne trouve nulle part dans la littérature indiqué d'une façon explicite le fait de la position inversée des mâchoires de l'Asplanchna, bien qu'elle ait été naturellement figurée dans les dessins complets de l'organe. La solution simple et intéressante du problème ressortira pour nous de la description approfondie des seuls trophi.

Ceux-ci comprennent (fig. XXXVII) une partie impaire, antérieure (*f*), qui est un fulcrum très peu développé : c'est une mince lame quadrangulaire à peu près aussi haute que large (*B*) et qui, vue de dessus, les trophi étant posés à plat comme on les regarde d'habitude (*A*), a l'apparence d'une simple tige. Beaucoup plus longues sont les deux branches de la pince (*r*),

(1) Dans *A. priodonta* Gosse et *A. Herricki* de Guerne, elles sont au contraire aplaties en serpette et plus ou moins dentées ; c'est la seule variation de quelqu'importance qu'on observe dans les deux genres *Asplanchna* et *Asplanchnopus*.

élégamment cintrées, et effilées en une pointe aiguë ; près de leur base, une petite épine ; au niveau du quart antérieur, qui est celui du plus grand écartement, une apophyse beaucoup plus développée *a*, regardant en arrière, toutes deux pour les insertions musculaires ; à sa base aboutit une strie transversale qui correspond à une cloison de la pièce, creuse dans toute son

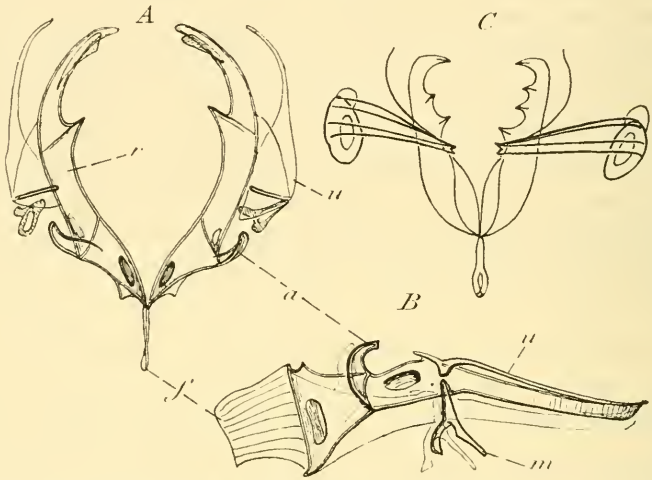


FIG. XXXVII. *A*, trophi d'*Asplanchna amphora* Huds., × 730, vue supérieure ; *B*, les mêmes vue latérale gauche ; *C*, trophi de *Dinops eupoda* (Gosse), vue supérieure × 864 (d'après ROUSSELET).

étendue (coupe 132, pl. IX). Une autre strie, au tiers postérieur, se termine sur le bord interne par une dent saillante et aiguë. Enfin la dent terminale est flanquée sur la face inférieure de la mâchoire d'une mince lame triangulaire verticale, qui à un examen superficiel lui donne l'aspect d'être simplement bifide (c'est ce qu'a indiqué correctement WESTERN, **1889**). C'est là tout ce que montrent la plupart des croquis systématiques. Pourtant dès les premiers travaux sur les *Asplanchna* (DALRYMPLE, **1849**, BRIGHTWELL, **1848**) a été reconnue la présence d'une seconde paire de mâchoires, très minces, qui double la première, et que les vieux auteurs interprètent comme des mâchoires de remplacement, que GOSSE

au contraire, et après lui Rousselet (1901) ont correctement reconnues pour des unci superposés aux rami. Beaucoup plus effilé et tout à fait transparent, l'uncus (*u*) est appliqué au côté externe du ramus dont il a exactement la forme, ce qui rend souvent difficile de l'apercevoir. En avant il s'arrête à la moitié de la longueur de l'autre par une petite lame triangulaire qui forme une strie transversale apparente, et au sommet de laquelle est articulée une petite pièce (*m*) où l'on reconnaît immédiatement un manubrium très réduit, triangulaire, et bifide à son extrémité inférieure. Sur le mastax vu de profil (*B*) ou par l'avant, on se rend compte que le manubrium est perpendiculaire au ramus : sur les mâchoires vues en plan après action de la potasse (*A*), il revient en dessous et s'y superpose, de façon qu'il a été généralement mal vu et mal interprété. Dans l'excellente figure de Rousselet (1901), est figuré un uncus en éventail à deux ou trois dents vers le milieu, en plus de la longue dent postérieure : l'une est la strie transversale dont nous avons parlé, qui est bien une dent, les deux autres ne sont que les deux bords du manubrium aperçus par transparence, et qui manque tout à fait sur la vue de profil (1). Aucun auteur ne l'a vu et figuré avec sa nature et sa position véritable, ce qui l'eut fixé du coup sur les rapports du mastax des *Asplanchna*.

En effet, nous avons vu que dans le mastax de *Diglena forcipata*, le manubrium est au contraire presque dans le même plan que l'uncus. Si nous comparons l'un et l'autre avec le mastax de l'Hydatine pris comme type et si nous nous rappelons ce qui a été dit de son double mouvement de pince, vertical par la première dent du ramus et de l'uncus, horizontal par la dernière, nous voyons immédiatement que chacune de ces fonctions a été seule conservée par l'un des mastax préhenseurs. Le mastax, perdant la faculté de broyer et l'affrontement correspondant des unci, s'est comprimé dans un seul plan en se réduisant à

(1) Au contraire, dans l'espèce voisine *A. Brightwelli* Gosse il existe bien, conformément à la figure de Rousselet, plusieurs dents en éventail entre la première et la dernière.

une pince coupante : ce plan est dans le mastax forcipé le vertical, celui des manubria qui sont restés bien développés parce que servant aux insertions musculaires, dans le second l'horizontal, perpendiculaire aux manubria qui se sont atrophiés. Il existe comme nous l'avons vu une petite dent transversale de l'uncus (et sans doute la strie sous-jacente du ramus est-elle celle de cette pièce), qui correspond à la dent principale de *Diglena* (la dent postérieure observée chez *Pleurotrocha marina* correspondait à la dent principale d'*Asplanchna*). Ce sont respectivement la première et la dernière dent du mastax malléé. Quant au fulcrum, il s'est toujours allongé dans le sens nécessaire pour les insertions musculaires : oblique chez *Hydatina*, il devient vertical chez *Diglena* et horizontal chez *Asplanchna*. Du même coup se trouve expliquée la position en apparence inversée des trophi sur le plancher de la bouche.

Ceci n'est d'ailleurs pas une simple construction de l'esprit : il existe des intermédiaires prouvant que l'évolution s'est bien faite ainsi, principalement le curieux *Dinops eupoda* (Gosse) qui se place à la base des Asplanchnidés par l'existence d'un pied assez long et d'un rectum. Il suffit d'un coup d'œil sur les figures du mastax données par Western (**1891**) et Rousselet (**1901**) qui en a bien compris l'importance (fig. XXXVII, *C*), (je reproduis la seconde) pour se convaincre de l'existence d'un véritable uncus à deux dents (Western en figure 3 ou 4) s'appuyant sur le milieu de la pince et sans doute capable d'affrontement dans un plan perpendiculaire au plan de celle-ci. La chose serait encore plus nette si l'auteur en avait donné des vues de profil et de face. Au contraire, *Asplanchnopus*, qui par son pied et son appareil rétro-cérébral se place entre *Dinops* et *Asplanchna*, a un mastax au moins aussi différencié que cette dernière (voir Plate, **1886** *b*), ce qui prouverait, s'il en était besoin, que la généalogie reconstruite par l'anatomie comparée n'est pas la généalogie réelle dont les termes sont à jamais perdus. Enfin, tout à la base de la famille, nous venons de décrire dans *Triphylus* l'apparition de la pince

horizontale superposée à la pince verticale qui, jointe à l'uncus unidenté, montre déjà dans cette forme une certaine évolution vers le premier type préhenseur, et ne permet pas de le considérer comme l'origine des autres.

Les particularités du reste de l'organe résultent tout na-

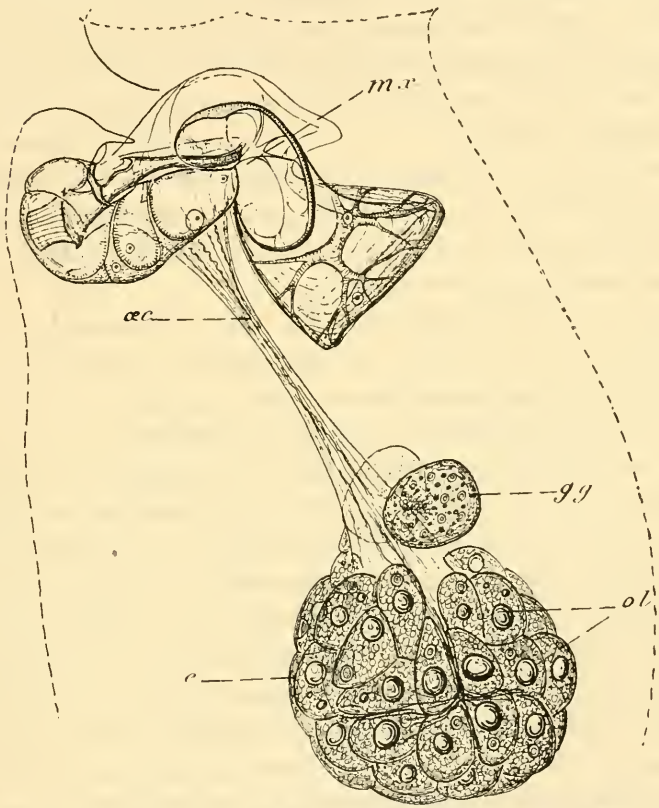


FIG. XXXVIII. Tube digestif d'*Asplanchna amphora* Huds., vue latérale gauche, × 295 environ.

turellement de cette donnée générale : pour permettre le mouvement de rabattement des trophi, de même que pour loger les proies volumineuses que peut saisir l'animal, il fallait qu'il fut excessivement ample. Aussi s'est-il dilaté, surtout sa partie dorsale, en un vaste sac aux contours compliqués. La partie

antérieure et médiane, seule un peu plus dense, présente de face (fig. XXXIX, *B*) l'aspect trilobé habituel du mastax. Elle englobe dans sa masse le fulcrum et la base des rami dont tout le reste est libre dans la cavité, et les muscles et les glandes; celles-ci réduites à deux petites masses plasmodiales latérales, y sont localisées (1). La musculature abductrice comprend les deux muscles horizontaux courts (*bh*, fig. 132 et 135), mais puissants, rayonnant du tranchant du fulcrum qui les bande à la base de l'apophyse latérale du ramus, véritable alula. La musculature abductrice se réduit à un muscle antérieur ou ventral (*da*), que nous avons trouvé déjà ébauché chez *Diglena :* on comprend en effet vu l'expansion du mastax que la sangle dorsale ne saurait fonctionner. Ce muscle réunit les deux apophyses susdites par leurs pointes.

Tout le reste de la masse, avec les parois latérales du mastax, (voir les coupes), est formé par les cellules, ou plutôt les plasmodes, que nous avons trouvés dans le mastax normal élaborant les différenciations musculaires, cuticulaires, etc. Mais elles ont subi une évolution spéciale : très dilatées, leur protoplasma s'est dilué en quelque sorte, réduit à quelques trabécules tendus dans une vaste coque à paroi nettement musculaire (*em*) comme en fait foi sa striation, qui contribue au mouvement des parois. Les noyaux au contraire (*n*) sont bien conservés et normaux. Cette structure a été bien vue par Plate. La chose est surtout marquée dans une sorte de grand boudin qu'on voit nettement, surtout sur une vue latérale (fig. XXXVIII) y prendre naissance sous la base des rami, puis se porter en haut et en arrière jusqu'à l'origine de l'œsophage et se recourber en bas, en envoyant une petite branche vers le haut. Difficile à interpréter sur le vivant il n'est, comme le montrent les diverses coupes (132, 133, 134, 137, 138) qu'un de ces plasmodes, ou plutôt une suite de ces plasmodes, où le protoplasma, au lieu de se dissocier en trabécules, est resté plein et homogène, mais liquide

(1) Je n'ai pas vu les glandes décrites par Masius en arrière des mandibules.

avec de petites aréoles polyédriques régulières. Nous verrons plus tard son rôle.

Le plafond du mastax est fendu, comme on le voit sur les coupes 137 et 138, et les deux parties réunies par une membrane mince et plissée : ce n'est que l'exagération du dispositif de *Triphylus* qui permet sa dilatation. Du plancher naît directement l'œsophage, un peu élargi à son embouchure. Du côté dorsal s'insère un vaste sac très contractile qui n'est pas autre chose qu'une hernie, une soufflure, de la paroi. Il a une forme générale prismatique à l'état de repos. La structure de ses parois est toujours celle que nous avons décrite dans le reste, plus mince, mais encore notablement épaisse, sur les parois supérieure et postérieure, tandis que l'inférieure est tout à fait mince et plissée. Sur les latérales, on remarque deux cellules contractiles ramifiées (*cm*, fig. XXXVIII), bien vues et figurées par Masius, qui opèrent son rétrécissement. Chacune a un noyau bien net avec un peu de spongioplasme granuleux autour et des prolongement striés. Le tout est difficile à étudier sur les coupes, où il se présente toujours excessivement chiffonné. Quant à la bouche, elle est énorme, et sa position exacte n'est point facile à définir, le plafond du mastax se continuant directement avec la paroi supérieure de la tête (coupe 134). Des deux côtés saillent deux protubérances munies d'une touffe de cils, seuls restes de la plaque buccale, tout l'appareil rotateur étant réduit à un cercle ciliaire unique ; dans le plan médian surplombe ventralement une languette cuticulaire au-dessus des trophi.

La physiologie de cet ensemble est assez difficile à observer, vu que l'animal ne capture bien entendu ses proies que quand il nage librement dans une goutte d'eau, ce qui ne permet l'emploi que d'un très faible grossissement. Le mieux est d'observer d'abord les mouvements qui se produisent au moment où l'on vient de poser sur l'animal une lamelle qui le comprime légèrement : on voit alors se faire des contractions dans tous les sens, les mâchoires se renverser en avant comme

pour une capture et rester même souvent saillantes sans pouvoir rentrer (fig. XXXIX, *A*). Ce mouvement de bascule, très rapide, s'effectue sous l'action de petits muscles extrinsèques attachés d'autre part à la paroi ventrale du corps ; il est accompagné bien entendu des mouvements d'ouverture et de fer-

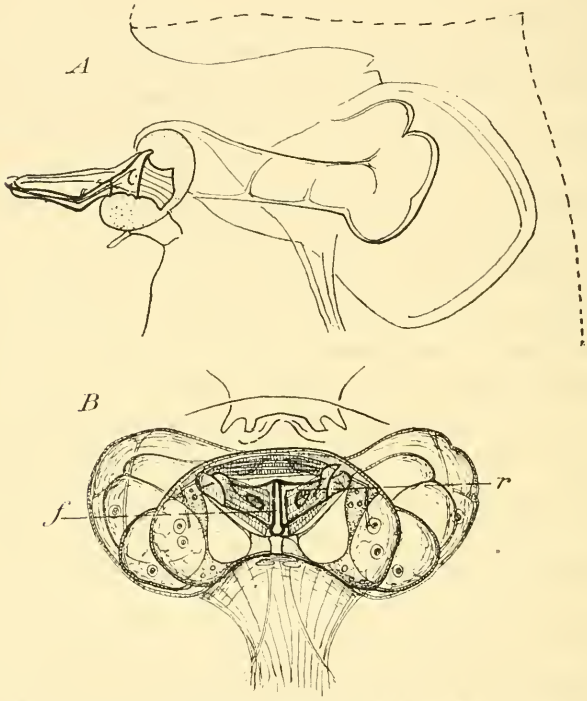


FIG. XXXIX. *A*, schéma de la protraction des trophi d'*Asplanchna amphora*, vue latérale gauche ; *B*, le mastax vu de face, × 295 environ.

meture de la pince, et presque constamment d'une subite expansion du sac postérieur qui lui fait prendre, vu latéralement, une forme presque sphérique. En même temps, le boyau vésiculeux que nous avons décrit se redresse et devient presqu'horizontal ; de par l'élasticité que lui communique, comme à une corde dorsale, la turgescence de son contenu liquide facilitée par la contractilité des parois, il joue le rôle d'un véritable ressort qui ramène ensuite le tout en position normale.

L'expansion du sac produit certainement une forte aspiration qui contribue à entraîner la proie, laquelle vient tout naturellement s'y loger quand la pince la ramène en basculant en arrière. Il est à noter d'ailleurs que souvent une proie de taille relativement petite : un *Brachionus angularis*, une *Anuræa* à épines courtes, vient s'engouffrer dans la bouche, entraînée par le courant ciliaire et pénètre directement dans ce sac sans que les mâchoires y aient contribué.

Quoiqu'il en soit, une fois la proie logée dans le sac contractile, il faut l'en faire sortir pour l'engager dans l'œsophage, ce qui n'est pas toujours commode, surtout quand elle présente une forme irrégulière et des pointes saillantes. On voit alors les mâchoires s'incliner en arrière, dépassant le plan horizontal (ce qui provoque une hyperflexion du ressort liquide), osciller à droite et à gauche, pivoter également autour de l'axe antéro-postérieur, car leurs mouvements ne sont pas toujours dans un plan, s'ouvrir et se fermer, fouiller dans le sac et tripoter ainsi la pièce pour la faire basculer et lui donner l'orientation convenable. C'est un spectacle très curieux à voir et qui donne l'impression d'une activité aussi volontaire que celle de la langue d'un vertébré. En même temps le sac se contracte en totalité ou partiellement (car chacune des branches de chaque cellule musculaire peut agir seule) ; ce mouvement est associé au renversement de la pince en arrière, comme sa dilatation au renversement en avant. Enfin l'œsophage subit de brusques contractions qui réduisent sa longueur à presque rien, amenant l'estomac directement au contact du mastax. A un moment donné, ces efforts combinés sont couronnés de succès et la proie disparaît dans l'estomac sans qu'on aie le temps, vu ledit raccourcissement, d'apercevoir la traversée de l'œsophage.

Les phénomènes inverses s'observent quand il faut régurgiter les carapaces des proies absorbées, en l'absence d'un anus qui les laisserait d'ailleurs difficilement passer : la contraction de l'œsophage les amène directement dans le sac, puis les contorsions des mâchoires recommencent autour d'elles et enfin

elles sont expulsées brusquement par la bouche (je n'ai pas vu la bascule des mâchoires se produire pour aider ce mouvement, mais il est probable que cela peut être). Mais parfois aussi la carapace fait fausse route, s'enfile dans l'œsophage et redescend dans l'estomac.

Chapitre V. — L'évolution vers le type broyeur (ramé).

1° *Melicerta ringens* (Linné).

Des deux modes de mouvement fondamentaux qui existent dans le mastax de l'Hydatine, mouvement de préhension et mouvement de mastication, nous avons vu le premier s'accentuer et se développer aux dépens du second dans les mastax forcipés et incudés. Nous allons assister dans les types qualifiés par Hudson et Gosse de malléo-ramé et de ramé, qui ne sont guère distincts, à l'évolution inverse. Le mastax de *Melicerta ringens* a été incomplètement décrit et figuré par Ehrenberg (**1838**), qui se faisait une idée très fausse de son fonctionnement, croyant que les dents glissaient sur le ramus « comme la flèche sur l'arc » ; Dujardin (**1841**) n'y a guère ajouté. Williamson (**1851**) donne le premier une bonne figure, avec une bonne description, de son fonctionnement, très supérieures à celles parues simultanément de Gosse. Mais dans son travail d'ensemble (**1856**) celui-ci a donné du *Limnias ceratophylli*, espèce très voisine, une description soigneuse. Depuis lors Bedwell (**1878**) est seul revenu sur celle-ci, d'une façon d'ailleurs peu nette bien que fort schématique car il a voulu donner des modèles mécaniques et décrire l'action des muscles sans les avoir vus. Joliet (**1883**) a laissé le mastax complètement de côté et les auteurs suivants l'ont imité, bien que Vallentin (**1891**) ait ajouté quelques détails par l'étude des coupes. Enfin la description de Hlava (**1905**) chez *Conochiloides* peut aussi être utilisée, les différences étant insignifiantes dans toute la série des Mélicertiens.

Vues par le dessus (fig. XL), les parties dures diffèrent assez peu de celles du mastax malléé : deux caractères les opposent à celles-ci, la réduction du fulcrum qui forme une petite tigelle très courte, dirigée horizontalement, confondue avec la base des rami et à peu près invisible de face, et la multiplication des dents des unci qui sont extrêmement nombreuses, mais les 3 premières seules détachées et bien développées. Les suivantes décroissent très rapidement et se réduisent à de simples stries transversales de la lame trapézoïdale formant l'uncus, qui représente la palmure des dents de l'Hydatine. Elle s'étend jusqu'à la pointe des rami, qui sont minces et longs, de section triangulaire. Ils n'ont pas d'alula, ce que Gosse a figuré sous ce nom n'étant qu'une crête visible de profil qui aboutit à la base du fulcrum. D'ailleurs l'alula suppose des muscles abducteurs puissants qui ne sont pas nécessaires ici. La face interne du ramus est marquée de dents qui correspondent exactement à celles des unci et les prolongent en dessous. Sur la vue de face (fig. XLI), on voit que ceux-ci ne sont pas plans, mais fortement cintrés, de sorte qu'ils ne peuvent s'accoler par toute leur surface, mais roulent pour ainsi dire l'un sur l'autre, les bords internes venant d'abord au contact. On voit aussi, surtout sur les coupes verticales, frontales (fig. 96 et 97, pl. VII) que le subuncus est peu développé ainsi que le sinus formé par la cuticule entre uncus et ramus. Ceci correspond à ce fait, déjà mis en évidence par Gosse, que les deux pièces sans être soudées l'une à l'autre ont leurs mouvements solidaires : l'uncus ne peut guère ni quitter le contact du ramus comme il arrive chez l'Hydatine, ni même se mouvoir sur lui comme dans beaucoup de formes précédentes.

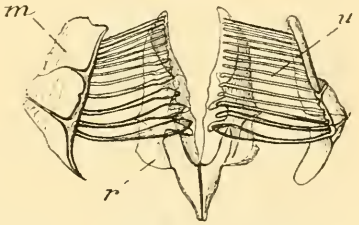


Fig. XL. Trophi de *Melicerta ringens* (L.), vue supérieure, × 530.

Les coupes sont nécessaires pour bien comprendre le ma-

nubrium qui, lui, est continu à l'uncus en une même pièce. Vu du dessus, il offre l'aspect triloculaire habituel. Vu de profil il a aussi la forme d'un manubrium malléé très raccourci (comme d'ailleurs l'ensemble du mastax), dans le sens vertical, de sorte que la tige ne dépasse pas les ailes, elles-mêmes très basses. Mais sur la vue de face, on aperçoit deux apophyses linéaires dont l'une prolonge directement la courbe de l'uncus, tandis que l'autre en naît ventralement et se recourbe en dessous vers le ramus, et l'on se demande laquelle des deux est le véritable manubrium. En réalité toutes deux en font partie : ce sont les deux lames reliées par deux cloisons transversales qui le constituent partout et qui, au lieu de se refermer et de rendre sa cavité à peu près close comme d'habitude, s'écartent largement en bas, laissant le protoplasma et la substance fondamentale du mastax pénétrer à son intérieur ; sur les coupes (voir surtout la fig. 98), et ceci jette un jour très vif sur l'origine du manubrium, celui-ci apparaît comme une cuticule prenant le lichtgrün qui limite certains des plasmodes partiellement musculaires dont l'ensemble constitue l'organe : il n'est que la sclérification de la membrane qui les sépare. Dans les manubria que nous avons vus jusqu'ici, cette sclérification prédomine et entoure presque complètement le plastide formateur, quoiqu'ouverte sur une partie (la plus grande chez l'Hydatine) de sa face interne. Aussi les manubria, même tout à fait creux et tubulaires, montrent-ils presque toujours en certains points des restes de protoplasma et de noyau à leur intérieur. Dans la Mélicerte, la cuticularisation ne s'étend qu'à une partie de sa surface, laissant le reste avoir avec les voisins les rapports habituels. La limite inférieure n'en est d'ailleurs pas toujours aisée à préciser.

Sur une vue d'ensemble et de face (fig. XLI), le mastax est nettement trilobé, mais beaucoup plus aplati verticalement que le malléé. L'œsophage naît à sa partie tout à fait postérieure, le plan du ramus et de l'uncus étant celui même de la lumière. Il est précédé d'un entonnoir formé par l'invagination

de la plaque buccale en arrière de la lèvre ciliée si développée chez cette espèce, et limité par de grosses cellules portant des cils dont la disposition n'a rien de particulier. Cet entonnoir a son orifice inférieur garni d'une flamme vibratile (*fl*) absolument semblable à celle que nous trouverons à l'entrée de l'estomac dans la plupart des espèces, sauf qu'elle est dans le plan sagittal. Comme elle, elle est formée de deux touffes linéaires de longs cils naissant sur les deux parois latérales et venant s'affronter, se confondre semble-t-il, bien que les aliments doivent les séparer pour passer. Vue de face, elle offre le plus souvent l'aspect de deux flagelles à ondulations croisées, qui sont les deux tranches de la lame ainsi formée : illusion à laquelle a sacrifié WEBER (1888) pour celle des néphridies. Cette flamme bat dans une cavité assez restreinte sus-jacente aux pièces dures et limitée par une cuticule prenant le lichtgrün et continue avec celles-ci comme d'habitude : c'est la lumière du pharynx.

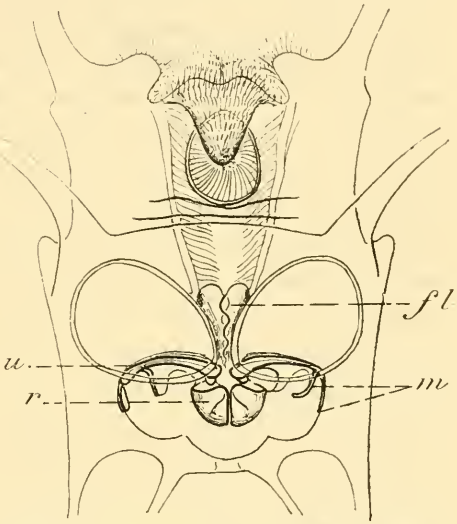


FIG. XLI. Vestibule buccal et mastax de *Melicerta ringens* (L.), vue antérieure, × 410.

De part et d'autre et en avant on voit fort bien sur le vivant deux vésicules claires très développées, à parois très minces, que les auteurs ont en général qualifiées de glandes. On croit d'abord qu'il s'agit d'une expansion de cette lumière elle-même, comme celle que nous avons vue chez le Brachion. Il n'en est rien : sur les coupes cette cavité apparaît remplie d'un coagulum verdâtre finement granuleux, et séparée de

la lumière véritable, qui est vide, par la cuticule déjà mentionnée, tandis qu'elle est limitée des autres côtés par une paroi protoplasmique très mince. Elle porte des stries basophiles qui semblent indiquer une différenciation musculaire d'ailleurs probable, leur état de distension étant très variable. Cette formation, bien décrite par VALLENTIN et HLAVA, est très probablement, comme l'a dit le premier, un réservoir pour la sécrétion des deux glandes salivaires ventrales (*gmv*), placées dans leur position habituelle sous les rami, et qui s'ouvrent nettement à leur partie inférieure. Elle passerait ensuite dans la lumière par une solution de continuité de la cuticule dont je n'ai pu préciser la place exacte, vu la conservation histologique assez mauvaise de mes coupes. VALLENTIN a décrit pour cette fonction de véritables clapets que je n'ai pu retrouver. Il se peut qu'elles aient aussi un certain rôle mécanique à jouer par le fait de l'élasticité du liquide ?

Il reste à décrire dans cette cavité les deux organes sensoriels du plafond (*os*) et du plancher (os_1), plus développés que chez l'Hydatine, surtout le second. Leurs cils très serrés forment une touffe pointue ; leur structure paraît semblable à celle que nous avons décrite. L'inférieur est porté par une masse formant le lobe médian que la musculature ne pénètre pas et qui renferme des noyaux sans doute nerveux.

Les muscles sont des abducteurs et adducteurs verticaux (*bv* et *dp*) qui, vu la forme des manubria, forment une sangle dorsale unique qui se réfléchit sous ceux-ci pour venir s'insérer dans l'angle du ramus. Leur action directe sur ceux-ci est faible, mais ils sont admirablement appropriés à faire basculer et rouler l'une sur l'autre les deux valves des unci, ce qui nécessite l'écartement des rami et de la partie interne de ceux-ci en même temps que l'externe se rapproche. On ne trouve point de muscles spéciaux pour opérer le mouvement inverse ; la partie postérieure de la sangle supérieure peut agir en rapprochant les rami, mais l'abaissement des bords externes des unci ne peut guère être effectué que par quelques fibres passant

de l'un à l'autre par le contour inférieur. L'élasticité des parties joue sans doute un rôle. Dans le plan horizontal, les rami peuvent facilement s'écarter sous l'action d'un petit muscle (*bh*) qui leur est appliqué et va s'insérer au fulcrum : c'est la dernière ébauche du mouvement de pince prédominant dans le type incudé. L'antagoniste en est la partie postérieure de la sangle supérieure, seule vue avec lui par VALLENTIN et HLAVA.

La physiologie du tout se comprend d'elle-même d'après ce que nous venons de dire. Il existe deux mouvements : le premier, le plus continu et le plus important, est le mouvement autour d'un axe horizontal, mouvement de charnière (WILLIAMSON) qui broie les particules amenées constamment à la bouche par le courant d'eau. Vu la forme courbe des surfaces, il s'agit en réalité d'un mouvement alternatif de laminoir qui affronte d'abord la partie interne dentée des rami, puis la partie proximale des unci, puis leur partie distale tandis que le reste s'écarte. Ce mouvement est à peu près continu sur l'animal vivant et étalé, comme le mouvement des cils qui lui fournit son objet, mais il n'est pas régulier, ayant lieu par pauses et saccades. L'autre mouvement est l'écartement des pointes postérieures, qui s'opère par moments, quand le premier se termine, et permet aux aliments broyés de passer dans l'œsophage. Je n'ai pu vérifier si leur rapprochement peut, comme le veut GOSSE, produire un cisaillement des proies un peu plus grosses entre les dents du bord interne.

Le passage entre le mastax malléé et ce type dit malléo-ramé, aisé à concevoir d'ailleurs, est effectué par une série de formes où s'opère l'élargissement de la surface broyante par la multiplication des dents de l'uncus. Je n'ai pu en étudier à fond aucune, mais GOSSE en a figuré l'ébauche dans *Notops clavulatus* (Ehrbg.). *Rhinops vitrea* Ehrbg. semble assez analogue. D'autre part le mastax de *Proalides tentaculatus* décrit par moi (**1907** *f*) et celui de *Cyrtonia tuba* (voir ROUSSELET, **1894**) est déjà malléo-ramé par le nombre et l'égalité des dents, mais encore malléé par le développement du fulcrum et des manubria.

2° *Callidina socialis* Kellicott.

Le type ramé proprement dit, que nous étudierons chez cette espèce facile à se procurer sur les *Asellus*, est d'une unité remarquable dans tous les Philodinidés et Adinétidés auxquels il est confiné (1). Il a été décrit par de nombreux auteurs depuis Gosse (1856). Les descriptions récentes et détaillées sont celles de Plate (1886*a* et 1889), Zelinka (1886 et 1892) et Janson (1893). Néanmoins sa description a toujours été incomplète et son interprétation vicieuse. On le considère d'habitude comme formé uniquement de deux plaques en demi-cercle, que depuis Gosse on regarde comme les rami, d'où le nom du type. Nous allons voir que ni l'une ni l'autre de ces conceptions n'est exacte.

Ce qu'on voit en premier lieu sur un animal traité par la potasse et comprimé, ce sont en effet les deux plaques en question qui se présentent naturellement de face (fig. XLII, *A*). Chacune d'elles a la forme d'un segment un peu inférieur au demi-cercle dont la surface est ornée de fines stries parallèles perpendiculaires à la corde. Deux d'entr'elles, beaucoup plus fortes, sont situées un peu en avant du milieu. Elles sont terminées en dedans par une extrémité renflée qui fait saillie au bord interne en une véritable dent, alternant avec celle du côté opposé ; ces caractères se retrouvent, quoique plus difficiles à voir, sur les autres stries qui vont en s'atténuant et en se rapprochant vers les extrémités. Le bord interne est légèrement concave en avant et en arrière des deux dents principales, mais surtout en arrière, de sorte que la mâchoire se termine là par une pointe plus aiguë formant légèrement pince, disposition d'ailleurs beaucoup moins accusée que chez *C. symbiotica* étudiée par Zelinka (1886). Gosse (1856) et Jan-

(1) Sauf *Cypridicola parasitica* Dalay 1893, dont les mâchoires appartiennent certainement à ce type. Les affinités de cette curieuse forme ne sont pas nettes, mais il est certain que ce n'est pas un Bdelloïde.

son (**1893**) admettent que les pointes antérieures qui restent unies même après l'action de la potasse, les postérieures divergeant légèrement, sont réunies par une sorte de ligament élastique, chez *Philodina* et non chez *Rotifer*.

Cela, c'est ce que tout le monde a vu du premier coup d'œil. Définir la forme de chaque mâchoire dans les autres directions de l'espace est chose plus difficile. Gosse admettait, entraîné par une illusion d'optique sur l'animal vivant dont nous parlerons tout à l'heure, que chaque mâchoire avait sur une coupe perpendiculaire à sa dimension principale la forme d'un triangle aplati à petite base interne, les stries transversales se prolongeant sur ce petit côté qui s'aperçoit lors des mouvements d'ouverture. La plupart des auteurs ont reproduit cette interprétation. Zelinka s'aperçut de la méprise et décrivit chaque plaque comme mince et cintrée sur la coupe perpendiculaire, mais bordée de chaque côté par un bourrelet dont l'interne simule la face proximale de la pyramide triangulaire. Mais il crut que le tout formait une pièce unique, ce qui est une erreur : il suffit d'un coup d'œil sur la figure XLII *B* représentant le mastax vu par l'extrémité antérieure, ou sur les coupes 93 et 94 (pl. VII), comparées aux figures de la Mélicerte, pour se rendre compte que le bourrelet interne, plus important et renflé, est en réalité un ramus, et l'externe, réduit à une lame mince et bifurquée à l'extrémité, un manubrium. Gosse avait bien décrit un manubrium trilobé chez *Rotifer macrurus* Schrank en **1856** et l'a soupçonné chez *C. elegans* Ehrbg., en **1886**. Il s'est néanmoins trompé sur la pièce principale

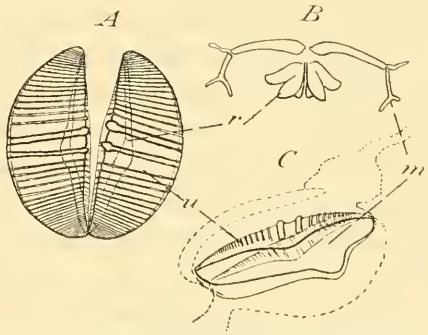


Fig. XLII. Trophi de *Callidina socialis* Kellicott × 750. *A*, vue supérieure ; *B*, vue antérieure ; *C*, vue latérale droite.

qui ne saurait être qu'un uncus et non un ramus ; la différence avec le mastax qualifié de malléo-ramé est insensible : forme de l'uncus et disposition des dents, réduction un peu plus grande des autres parties. Le nom de ramé est bien entendu absolument impropre ; nous le conserverons néanmoins, en y réunissant le type précédent, comme consacré par l'usage.

Sur la vue supérieure de tout à l'heure, le ramus se dessine comme une pièce allongée, renflée vers le milieu, qui double le bord interne. Le manubrium est invisible. Au contraire sur une vue latérale (fig. XLII, *C*) il apparaît comme une mince plaque arquée ayant en son milieu une saillie, qui est la tige du manubrium normal. Le fulcrum seul manque encore à l'appel ; mais Janson l'indique comme assez fréquent dans le groupe et je l'ai aperçu chez d'autres Bdelloïdes sous forme d'une mince et courte tige partant du point de réunion antérieur des rami. L'existence du ramus et du manubrium est sans doute tout à fait générale ; je l'ai constatée au moins chez *Rotifer tardus* Ehrbg.

Les coupes nous confirment cette conception du mastax des Philodinidés, en nous montrant les muscles normaux des mastax précédents, tous disposés pour agir dans le plan vertical. Le faisceau des abducteurs inséré entre l'uncus et le ramus (*bv*) est puissant, mais localisé un peu en arrière des dents (fig. 94), tandis que la masse principale du pharynx est formée par les parties latérales, très développées, desdits abducteurs, qui ouvrent les mâchoires, rapprochées au contraire en pivotant à partir de leur bord interne par le faisceau précité et par un constricteur dorsal (*dp*) peu développé, mais réel. Il est nié chez *C. russeola* par Zelinka (**1892**) qui a vu les deux autres faisceaux (*m. dilatatorius* et *m. depressorius*) ; mais il n'est pas sûr que sa technique lui eût permis de le déceler. La lumière est assez développée, surtout vers le milieu, pour permettre le mouvement de fermeture. Son plancher porte, entre les rami, un petit organe sensoriel analogue à celui des formes précédentes (os_1) ; il n'en existe pas de dorsal. Les glandes

sont très développées (fig. LIX p. 356, *gmv*), toutes ventrales (nous avons déjà vu que la masse rétro-cérébrale peut être prise à première vue pour une dorsale) ; il y en a deux latérales, dont chacune se divise en une partie supérieure, toujours vacuolisée *re*, renfermant la sécrétion, une inférieure massive renfermant les noyaux. Elles viennent s'appuyer sur l'estomac et sur la glande impaire, très grande, à noyaux nombreux, qui a un petit réservoir supérieur où se rassemble la sécrétion. Chez *C. symbiotica* Zelinka (**1886**) décrit la même disposition, plus deux glandes unicellulaires dorsales. Chez *Discopus* (**1888**) l'analogie est encore plus grande, bien qu'il ait pris les deux parties de la glande latérale pour deux glandes distinctes, et la glande médiane pour une annexe de l'estomac. Enfin chez *C. russeola* (**1892**), il existerait trois paires de glandes, dont deux dorsales. Janson (**1893**) généralise la disposition de *C. symbiotica*.

Le mastax est précédé d'un vestibule ou canal cilié (*Schlundrohr* des auteurs allemands) qui est à vrai dire une invagination des téguments, une dépression de la plaque buccale si on veut, puisqu'à son intérieur sont rétractiles les deux lobes de l'appareil rotateur. Il est tapissé de grosses cellules (fig. 92) qui ventralement portent des cils très forts et très actifs, mais sans différenciation intra-cytoplasmique, dorsalement des formations plus courtes et plus irrégulières, sans doute immobiles, prenant le lichtgrün, qui rappellent ce que nous avons vu dans le capuchon d'*Apsilus*. Cette espèce ne présente pas la curieuse différenciation entrevue par Plate (**1889**) chez *C. magna* et décrite par Zelinka (**1892**) chez *C. russeola* : en dessous de la bouche, un anneau de cellules à protoplasma transformé en fibrilles radiaires qui se contractent rapidement d'un mouvement trémulant et peuvent simuler un épithélium cilié. Puis vient le mastax dont les trophi sont sur l'animal étalé inclinés d'avant en arrière et de haut en bas (fig. XLII, *c*) ; la lumière les contourne pour arriver à l'orifice de l'œsophage placé directement en dessous. On voit donc sur l'animal étalé,

vu de face et un peu comprimé, ces trophi à peu près de champ, la pointe postérieure, la plus effilée, dirigée en bas. Mais ces rapports sont essentiellement variables vu la grande contractilité de l'animal : quand la tête s'invagine, le vestibule vient se loger ventralement à l'estomac et fait basculer le mastax dont on aperçoit les mâchoires en position précisément inverse.

Les trophi sont animés d'un mouvement fréquent, sinon continu, double comme chez la Mélicerte : écartement et rapprochement des pointes postérieures dans leur plan longitudinal, ouverture et fermeture des deux mâchoires, comme les feuillets d'un livre, dans leur plan transversal. Ces deux mouvements s'effectuent en général simultanément, l'adduction et l'abduction se faisant à la fois dans les deux plans ; pourtant, il arrive que le second, qui est le plus important et le plus caractéristique, s'effectue seul. Zelinka a déjà bien vu que l'autre n'avait pour but que de laisser passer la nourriture broyée dans l'œsophage ; celle-ci ne se compose d'ailleurs que de particules assez ténues, l'animal étant bien entendu incapable de saisir une proie. Je renvoie aux auteurs cités, surtout Janson, pour les variations insignifiantes, portant surtout sur le nombre des dents, présentées par ce type dans les nombreuses espèces de Bdelloïdes.

3° *Microdina paradoxa* Murray.

Cette très curieuse forme dont la découverte est récente n'est connue que par les descriptions de Murray (1905 et 1906), dont je reproduis deux figures (fig. XLIII). Je regrette vivement de n'avoir pu l'étudier moi-même et élucider ses particularités à la lumière de l'étude comparée que nous venons de faire. Murray qualifie son mastax de malléo-ramé parce qu'il a des pièces plus complètes et plus mobiles les unes sur les autres que dans les Philodinidés ; mais il en est tout différent par son fonctionnement, surtout par le fait que, en outre du mouvement broyeur, il affleure directement la bouche et

peut être protracté pour attaquer un filament d'algue comme le représente la fig. XLIII *B* à l'instar d'un mastax forcipé. En rapport avec ce fait, les dents de l'uncus, qui offrent bien la forme en demi-lune du type précédent, sont plus développées au bord antérieur et non au milieu, la première peut être même distincte et articulée. Le manubrium est assez développé. Les plans dans lesquels se font les mouvements, et la direction du petit fulcrum indiqué sur certaines des

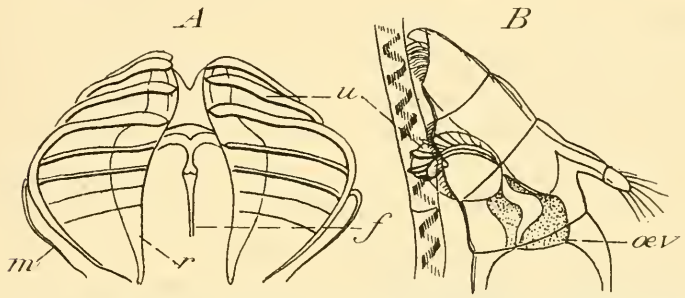


Fig. XLIII. Mastax de *Microdina paradoxa* Murray d'après Murray (échelle non indiquée) ; *A*, vue supérieure des trophi isolés ; *B*, extrémité céphalique de l'animal attaquant un brin de Spirogyre, vue de profil.

figures ne sont point faciles à reconnaître d'après celles-ci, l'auteur ne paraissant pas, ce qui n'a d'ailleurs rien d'étonnant, avoir bien compris leur orientation morphologique. En tout cas, ce n'est certainement pas un type primitif dont on doive faire dériver les mastax ramés (de l'aveu même de Murray qui fait de son animal un rameau détaché de bonne heure de la souche des Bdelloïdes), mais un exemple de différenciation simultanée dans deux sens différents comme celui que nous a offert *Microcodon*, un mastax déjà évolué dans le sens ramé qui s'est secondairement réadapté à la préhension (ou inversement). Ceci est sans doute lié à la disparition complète de la bande circumapicale et du trochus qui servaient à amener la nourriture à la bouche en même temps qu'à la natation, complètement remplacée par la reptation.

Chapitre VI. — **L'évolution vers le type dilacerateur (unciné)**

1° *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss) et les Flosculaires.

Nous avons déjà indiqué la bibliographie de cette forme à propos de la couronne ; Vallentin (**1890**) et Montgomery (**1903**) sont les plus récents auteurs qui s'en soient occupés, mais la première bonne description remonte bien entendu à Gosse (**1856**). A la suite de l'entonnoir et du vestibule buccal que nous avons décrits, on trouve immédiatement (fig. LVIII, p. 271), un vaste sac à parois minces, contractiles et plissées, très dilatable (*j*), qui précède l'estomac véritable aux parois épaisses et chargées d'inclusions tel qu'on l'observe dans tout le groupe. Les auteurs ont donné dès longtemps à cette formation absolument caractéristique des Floscularíens le nom de jabot ou proventricule, et Gosse insistait beaucoup sur le fait que les trophi, au lieu d'être enclos dans un mastax globuleux et massif, sont libres dans le fond de ce sac, du côté dorsal, près de l'orifice de l'œsophage (mais ventralement à celui-ci.) La clef de cette disposition est au fond fort simple : les trophi sont à leur place, et le sac ne représente pas autre chose que la dilatation de toute la paroi du mastax supérieure et ventrale, agrandissant colossalement la lumière et transformant une cavité virtuelle en un vaste récipient pour recevoir les proies : jabot et mastax sont homologues. Nous devons d'abord, suivant le plan suivi pour les autres, décrire les pièces dures, puis les parois et la musculature.

Les trophi uncinés, vus de face (fig. XLIV, *A*), se distinguent d'abord par la réduction du fulcrum et surtout par celle des manubria réduits à de petits appendices lamelleux, de forme assez compliquée, des unci. Ces caractères rappellent ceux du type précédent ; à l'inverse de celui-ci les unci, épais et recourbés (*u*) ne sont pas soudés au ramus, mais séparés de lui par un grand subuncus (*su*), très mobiles, et le nombre de leurs

dents se réduit à deux dont la postérieure est plus développée et légèrement bifide. Elles ne sont point dans un même plan mais, comme le montre une vue de profil, sur un même segment de sphère, ni parallèles, mais nettement divergentes. Le ramus (*r*) est grand, surbaissé, d'une forme que les figures montrent mieux que toute description ; les deux s'écartent rapidement en arrière de part et d'autre de l'orifice œsophagien, et ne reviennent jamais au contact en ce point. Leur partie externe forme un appendice lamelleux et arrondi. A la face supérieure, le concours de plusieurs crêtes saillantes détermine une fossette où vient s'articuler le subuncus. Cette pièce, peu développée dans le mastax malléé, nulle ou rudimentaire dans les autres, acquiert ici une importance toute spéciale. Elle est complètement solidaire de l'uncus et forme une lame cintrée à concavité externe qui se continue dorsalement avec lui et se termine en bas en un renflement anguleux reposant dans la fossette précitée. Les bords antérieur et postérieur s'effilent en de longues tigelles cuticulaires élégamment cintrées qui représentent une sclérification partielle du sinus séparant l'uncus du ramus dans le type, et dont le subuncus n'est que le repli proximal.

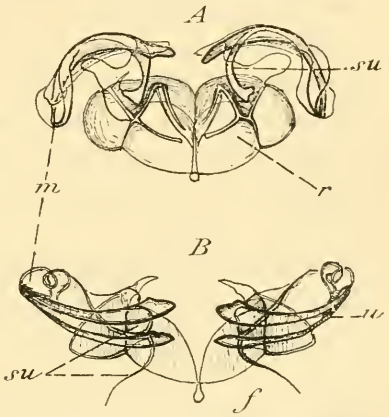


FIG. XLIV. Trophi de *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss) × 680. *A*, vue antérieure ; *B*, vue supérieure.

Le jabot, pour lui conserver ce nom, étant une partie du mastax, est doublé d'une cuticule assez épaisse continue avec les pièces dures, se colorant avec elles et résistant avec elles à la potasse concentrée à froid. Sa forme est impossible à définir nettement, vu les alternatives de distension et de contraction ; on peut dire seulement qu'il est beaucoup moins haut

que large, surtout au centre, tandis que ses parties latérales débordent sur les organes voisins, lui donnant souvent l'aspect en bissac, et que la partie ventrale est plus grande que la dorsale, rejetant ainsi dorsalement l'orifice de l'œsophage et les trophi. La paroi est formée de la cuticule et d'une couche protoplasmique assez mince, mais bien visible, renfermant des noyaux, de la graisse, et une musculature que je n'ai pu malheureusement mettre en évidence sur les coupes. On peut s'assurer de sa présence par les contractions qui se font suivant des directions parfaitement régulières et déterminent certains plis principaux toujours les mêmes : il y a surtout un raccourcissement vertical donnant naissance à des plis horizontaux, principalement dans la partie dorsale, mais dont certains correspondent à des muscles de ce sens. Grâce à la rigidité de la cuticule, ses plis apparaissent anguleux comme ceux d'un papier fort, et elle peut se décoller du protoplasma en certains points, surtout dans les sinus inférieurs, de manière à simuler la membrane péritrophique de l'intestin des Arthropodes. Mais on se convainc aisément qu'il ne s'agit ni d'une mue, ni d'une membrane sécrétée en un point particulier.

De l'orifice buccal pend dans cette cavité un tube très mince, un peu élargi au bout, aplati sagittalement et un peu rétréci parallèlement aux bords, animé par moments d'un rapide frémissement qui semble dû à des cils, mais qui est en réalité un mouvement péristaltique très rapide comme celui de l'œsophage des *Copeus*, opéré par une musculature que je n'ai pu démontrer vu la minceur des parois. Il joue en somme le même rôle que la flamme vibratile que nous avons vue à la même place dans *Melicerta* pour aider à l'introduction des aliments et empêcher leur régurgitation. La musculature propre des trophi se réduit à une petite masse entourant le manubrium de chaque côté et traversée par les muscles abducteurs et à une bande adductrice horizontale sous les rami. Le reste est effectué par les muscles du jabot, qui ne sont que la dissociation de la sangle dorsale.

La capture des proies est effectuée par l'appareil ciliaire déjà décrit ; celles-ci, Ciliés, Flagellés, petits Rotifères, pénètrent dans la nasse entre deux bras et viennent se heurter, quand ils essaient de ressortir, aux cils étalés en tous sens et se touchant presque ; on les voit, renvoyés comme par une raquette d'une extrémité à l'autre (chaque choc renversant instantanément le sens de leur natation) finir par aller heurter le fond de l'entonnoir. S'ils pénètrent dans le vestibule, largement ouvert, ils sont perdus : aussitôt sa paroi très musculaire se contracte et les envoie à travers le tube buccal dans le jabot ; il arrive très rarement, sur des animaux affaiblis par un long séjour en préparation, que l'animal reste quelque temps vivant dans le vestibule sans que celui-ci se contracte. Mais au contraire dans le jabot dont les contractions partielles brassent continuellement le contenu, ils meurent instantanément : ceci est dû à l'action des sucs digestifs qui refluent aisément de l'estomac, l'orifice de communication étant bien ouvert. En effet, le jabot n'est pas un simple réceptacle : la digestion s'y commence, s'y achève même car on y trouve des carapaces entièrement vides au bout de quelque temps ; nous en donnerons tout à l'heure d'autres preuves chez *Apsilus*.

Au milieu de l'amas des proies ingérées qui distendent le jabot se meuvent continuellement les trophi, doués de mouvements très amples et très variés. Il y a d'abord un déplacement en masse de leur ensemble, d'un côté à l'autre en général, opéré par des muscles extrinsèques, ou peut-être par les muscles propres du jabot, qui lui permet de se porter dans tous les points de l'amas à dilacérer. Puis le mouvement d'ouverture et de fermeture, extrêmement ample puisqu'il s'opère autour de l'insertion du subuncus sur le ramus comme pivot. C'est la raison de l'allongement de cette pièce. Il ne quitte guère le contact du ramus, se soulevant seulement un peu dans sa fossette par moments. Mais les rami eux-mêmes s'ouvrent et se ferment, augmentant encore sa course. Enfin les deux unci bidentés peuvent s'affronter par leur surface supérieure pour pra-

tiquer un broiement. Mais il faut bien noter que les mouvements des deux trophi ne sont pas forcément simultanés et symétriques comme dans tous les mastax étudiés jusqu'à présent : ils peuvent être parfaitement indépendants. On les voit donc s'agiter isolément au sein de la masse qu'ils brassent, par moments se rapprocher et s'affronter, mais surtout saisir une pièce trop grosse, coque de Péridinien, lorica, la percer ou la broyer et chercher à l'entraîner dans l'œsophage. C'est à dessein que j'emploie des termes psychologiques, ces mouvements variés et coordonnés donnant, autant que d'autres que nous avons vus, l'impression d'être volontaires.

Chez *Floscularia* j'ai pu m'assurer, en particulier chez *Fl. ambigua* Hudson, que le mastax est constitué absolument sur le même type, malgré la ténuité beaucoup plus grande des pièces qui les rend souvent difficiles à apercevoir, et que, comme l'a dit Montgomery, il comprend toutes les pièces normales et n'est pas réduit aux unci ainsi que le voulait Gosse. Nous avons dans la combinaison de la couronne et du mastax des Floscularien une très curieuse adaptation d'un animal fixé à la vie prédatrice qui nécessite : 1° un piège pour capturer les proies qu'il ne peut poursuivre et saisir; 2° un réceptacle où elles soient tuées et mises en état d'être assimilées, ce que ne peut faire l'appareil de capture et ce que réalise le mastax grâce à sa disposition particulière.

2° *Apsilus lentiformis* Metchnikov.

Les trophi du genre *Apsilus*, dont Metchnikov avait déjà noté la forme particulière et les mouvements à angle droit, ont été figurés de façon complète et soignée pour la première fois par Stokes (**1896**). Les figures de Jennings (**1900**) et de Montgomery (**1903**) sont très inférieures à celle-là. Gast (**1900**) y a ajouté l'étude de la musculature. Il paraît sensiblement identique dans les trois ou quatre espèces du genre. Quant à son interprétation et à ses rapports avec les autres formes,

il ne semble pas que personne s'en soit occupé, sauf WESENBERG-LUND (1899) qui est parti des figures des auteurs pour rapprocher l'animal des *Asplanchna*, opinion absolument injustifiable.

Les trophi d'*Apsilus* sont en réalité des trophi uncinés différant de ceux des Floscularidés par une adaptation plus marquée à la préhension et à la mastication dans deux plans perpendiculaires (fig. XLV). Le fulcrum est très petit, conique, et dirigé verticalement dans le second de ces plans. Les rami n'ont rien de bien spécial : la cavité qui reçoit le subuncus est bordée de deux ou trois crêtes parallèles dont la plus interne est finement striée. Celui-ci est assez peu développé et moins évident que dans *Stephanoceros*. Chaque uncus vu à plat présente une longue dent recourbée en crochet en avant (1), et en arrière 4-5 dents parallèles assez irrégulières de forme et de taille. Le manubrium, très petit mais nettement distinct de l'uncus dont il emboîte la base, est divisé par une crête verticale en deux parties au lieu des trois du mastax normal; c'est la postérieure qui semble disparue.

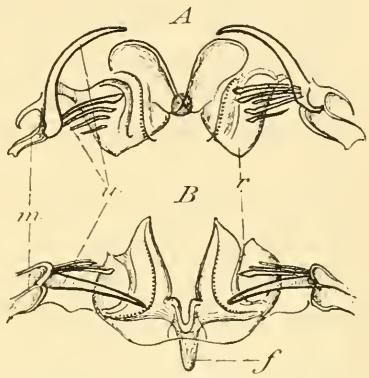


FIG. XLV. Trophi d'*Apsilus lentiformis* Metchn. × 440. *A*, vue postérieure ; *B*, vue supérieure.

Arrivons tout de suite aux mouvements : il existe dans le plan vertical un mouvement de préhension, et surtout de perforation, par les deux crochets, dans le plan horizontal un mouvement d'écartement et de rapprochement permis par le subuncus, puis d'affrontement pour le broyage. Les deux existaient déjà dans l'unciné typique ; mais leur action était imparfaite,

(1) Bien entendu, elle n'appartient pas au manubrium comme l'a dit GAST, trompé par le fait qu'elle se prolonge jusqu'à lui tandis que les dents transversales n'arrivent pas tout à tait jusqu'au bord externe.

n'y ayant pas de dent aiguë antérieure et les dents médianes réduites à deux n'offrant qu'une faible surface masticatrice. Ceci rappelle tout à fait les mastax des Asplanchnidés inférieurs (*Dinops*) ; mais les pinces au lieu d'être dirigées en arrière le sont en haut ou même en avant, les dents masticatoires définissant toujours le milieu, comme le montre la comparaison des divers types et la position des manubria : des dents réparties sur une large surface courbe de l'Hydatine, l'antérieure et les médianes persistent chez *Apsilus*, les médianes et la postérieure chez *Dinops*. Une différence non moins importante avec le type incudé est la large mobilité de l'uncus sur le ramus (qui ne prend pas part à la formation de la pince), grâce au subuncus, absolument liée à la présence d'un jabot où s'entasse la nourriture à dilacérer.

Le reste de l'organe est exactement le même que chez *Stephanoceros :* même jabot très dilaté et revêtu d'une cuticule épaisse, plutôt basophile, qui se détache encore plus facilement de sa matrice ; ce décollement n'est point dû comme le disait Gast à l'action des réactifs, il s'observe sur l'animal vivant. L'orifice buccal proémine à son intérieur en une sorte de museau de tanche de l'ouverture de laquelle s'échappent les plis de la membrane qui le revêt intérieurement. Bien entendu il existe à son intérieur un sphincter puissant. Pas de prolongement tubuleux mince et contractile pendant à l'intérieur ; mais nous savons par Montgomery et Gast qu'il existe chez *A. vorax* (Leidy) et *A. bucinedax* (Forbes), et fournit un bon caractère spécifique. Il pourrait bien toutefois en exister un reste dans quelques filaments et boucles cuticulaires qu'on voit parfois sortir de l'orifice et qui rappellent l'aspect que le tube présente souvent à son extrémité chez *Stephanoceros*, surtout après action de la potasse. La matrice est formée d'une couche protoplasmique peu épaisse, sans cellules distinctes (ce que Stokes a figuré comme tel sont des cellules conjonctives accolées), renfermant une musculature que je n'ai pu étudier (Gast a vu 4 muscles circulaires), non plus que celle des trophi

[cet auteur indique nettement les abducteurs verticaux (*mö*) et la sangle adductrice (*mochl*), **1900**, pl. VII, fig. 5]. Les trophi sont enchâssés dans un bulbe musculaire, la pointe des crochets en haut.

Les fonctions de cet appareil sont fort intéressantes : l'animal, appliqué contre une branche de plante aquatique où il fait à peine saillie, dilate son capuchon et le contracte aussitôt qu'un animalcule imprudent s'y est engagé ; il attrape ainsi des proies fort grosses, surtout des Lyncéidés, dont on peut trouver 6 ou 8 dans le jabot qu'ils distendent ; ces proies sont digérées sur place et ne pénètrent jamais dans l'estomac : elles sont rejetées par la bouche à l'état de carapaces vides. Le rôle des trophi est toujours de broyer les petites proies, de percer la carapace des grosses, et de faciliter ainsi l'action des sucs digestifs qui refluent de l'estomac, n'y ayant pas de sécrétion possible dans le jabot. Celui-ci est par contre capable de résorption : Stokes a fort bien remarqué que sa matrice renferme des gouttelettes graisseuses et autres corpuscules réfringents qui augmentent quand il renferme des proies ; j'en ai acquis moi-même la preuve en voyant un Lyncéidé qui venait d'être ingéré, se loger dans un des culs-de-sac du jabot et la graisse apparaître ensuite dans la paroi de ce seul cul-de-sac. Peut-il y avoir aussi absorption et emmagasinement des albuminoïdes comme dans l'estomac ? Je n'ai pu le rechercher, mais je n'ai pas aperçu d'autres inclusions que la graisse. Ceci prouve en tous cas qu'une épaisse cuticule n'est point forcément un obstacle infranchissable à l'absorption, comme on l'a dit si souvent pour l'intestin postérieur des Crustacés par exemple (voir Guieysse, **1907**).

Chapitre VII. — **L'évolution générale du mastax, son origine et ses adaptations.**

Il nous faut maintenant résumer et relier par un schéma aussi clair que possible les descriptions que nous venons de donner.

Nous avons pu mettre en évidence l'unité fondamentale de l'organe à travers ses multiples déformations, en quoi nous n'avons fait qu'amplifier la démonstration de Gosse (**1856**) qui contenait en germe tous ces développements.

La disparition complète d'une ou plusieurs des pièces normales, même chez les formes les plus évoluées, est absolument exceptionnelle : le fulcrum ne manque que chez quelques formes ramées (son absence indiquée par Möbius, **1875**, chez *Brachionus Mülleri* Ehrbg., Bergendal, **1892**, dans *Diops marina* Bgdl., Stenroos, **1898**, dans *Proales mirabilis* St. n'est sans doute qu'une erreur d'observation), le ramus est absolument constant, l'uncus semble s'évanouir, ou plutôt s'y souder, chez quelques forcipées ou virgées, le manubrium paraît manquer chez les Seisoniens, mais ces cas sont trop rares pour qu'il y ait lieu d'en tenir compte.

Une première question se pose : quel est le type le plus primitif de mastax ? Nous y avons répondu implicitement, comme l'avait fait Gosse, en choisissant pour la première description le mastax malléé. Ce type n'est pas le plus simple et certains auteurs, Dujardin (**1838**), Joliet (**1883**), Wesenberg-Lund (**1899**), ont regardé comme primitif en raison de sa simplicité le mastax forcipé, ou l'incudé qu'ils n'en distinguaient guère, lequel a de plus l'avantage de rappeler de très près certaines mâchoires préhensiles des Annélides, voire de quelques Mollusques. Quiconque a lu les pages précédentes est déjà convaincu que cette opinion n'est pas défendable ; le type primitif d'un organe est celui dont il est possible de faire dériver tous les autres, par des intermédiaires réels autant que possible. Nous avons vu qu'il existe de tels intermédiaires entre le mastax malléé et les cinq autres grands types : virgé, forcipé, incudé, ramé et unciné qu'on reconnaît depuis Hudson et Gosse (**1886**) et que nous avons définis. Il n'y en a pas, et on ne saurait en concevoir entre l'incudé et le ramé par exemple, à moins de repasser par un type moyen qui est précisément le malléé. Il existe il est vrai des cas où deux différenciations dis-

tinctes semblent coexister : virgé et ramé dans *Microcodon*, virgé et forcipé dans *Synchœta*, forcipé et ramé dans *Microdina*. Ce que nous en avons dit montre assez que dans ces cas d'ailleurs exceptionnels, il n'y a pas intermédiaire, mais bien plutôt superposition des deux types, due à une réadaptation secondaire à un autre mode d'alimentation, et qu'ils sont en dehors des voies normales d'évolution que nous avons retracées.

Ceci ne serait pas encore une preuve : le mastax forcipé pourrait avoir donné naissance au malléé et par son intermédiaire à tous les autres ; mais il est évident que des deux, la spécialisation la plus grande appartient au forcipé qui n'a plus qu'un seul mode de mouvement et d'action tandis que le malléé en a deux ou trois répondant à des fonctions différentes, et sa simplicité n'est que l'effet de cette spécialisation. Dira-t-on que le pied du Cheval est le plus primitif des membres de Vertébrés parce qu'il n'a qu'un seul doigt ? Le même raisonnement peut se refaire pour chacun des types spécialisés. Notons d'ailleurs que les évolutions du mastax ne sont en général pas parallèles à la spécialisation du reste de l'organisme, et cela parce que ses caractères sont étroitement adaptatifs et ne dépendent que du régime alimentaire ; sa plasticité en même temps que l'étroit déterminisme de ses formes est montrée justement par les doubles adaptations convergentes que nous avons citées. Les *Notommata*, qui ont gardé tant de caractères primitifs, ont le mastax virgé, les Seisoniens et les Bdelloïdes rapprochés par beaucoup de caractères n'existant pas ailleurs ont des mastax virgés et ramés qui représentent le terme de deux différenciations opposées, etc. L'unité d'origine dans tout le groupe est du moins certaine.

Prenons la question par un autre bout. Essayons de nous rendre compte, comme je l'ai déjà fait (**1907-08**), de l'origine possible du mastax et de ses rapports probables avec les autres différenciations phylogéniques dont il est évidemment homologue. Si l'on considère dans un mastax malléé une coupe perpen-

diculaire à l'axe du tube digestif (fig. XLVI, *B*), on est frappé de voir que la lumière présente sensiblement la forme d'un T, ou mieux d'un Y, dont les rami bordent la branche inférieure, les unci la face inférieure des supérieures, la cuticule indifférenciée le reste (une duplicature isole plus ou moins complètement les unci, permettant leur mouvement propre, et donne naissance au subuncus, mais elle n'est point constante quand ce mouvement propre n'existe pas). La pensée vient immédiatement de la comparer à celle d'un pharynx à lumière triradiée comme on en rencontre dans tout le groupe des Vers, et même en dehors d'eux, car c'est une acquisition forcée dès que la musculature pharyngienne prend un certain développement : elle refoule la cuticule de façon à laisser à la lumière, dans l'état de repos, la plus petite surface pour le plus grand contour, c'est-à-dire le triangle, puis à déprimer à leur tour les côtés du triangle. Les pièces dures étant, nous le savons déjà, des différenciations de la cuticule, l'acquisition de celles qui bordent la lumière est aisée à comprendre pour permettre une action efficace sur les aliments. Il en est de même de la muscu-

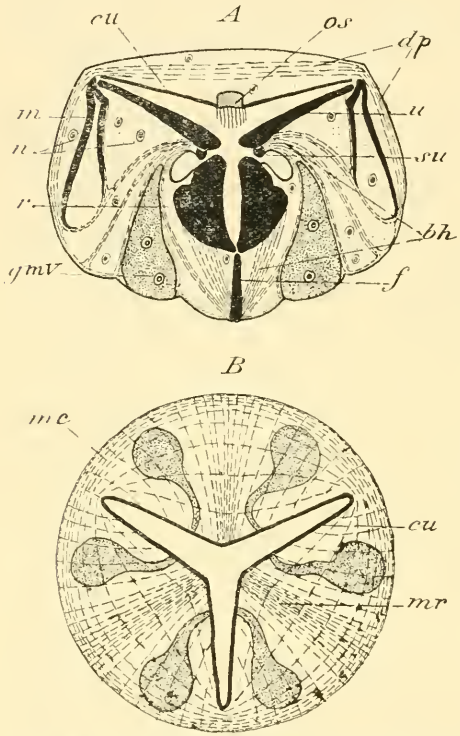


FIG. XLVI. Coupes transversales schématiques : *A*, d'un mastax malléé ; *B*, d'un pharynx à lumière triradiée.

lature : un tel pharynx possède une musculature radiée ou dilatatrice et une circulaire ou constrictrice. Or un coup d'œil sur les schémas de la fig. XLVI montre que la musculature abductrice dans ses traits essentiels, et y compris le dépresseur du plancher, se ramène à une telle musculature radiaire ayant persisté ventralement, l'adductrice à une circulaire ayant persisté dorsalement (et quelquefois un peu ventralement). Enfin l'on comprend aussi la localisation en certains points des formations glandulaires : le tout est intimement lié à l'acquisition de la symétrie bilatérale du mastax.

Il nous reste à expliquer les parties dures non en rapport avec la lumière : le fulcrum et les manubria. Le premier pourrait être regardé comme résultant de la fermeture d'une partie de la fente antérieure. Il semble plus justifié de voir en lui un raphé médian servant aux insertions musculaires et qui s'est sclérifié, comme il est fréquent en Anatomie comparée, pour leur donner un point d'appui plus fixe. Le fait que seul des pièces du mastax il n'est jamais creux, et qu'il affleure presque la surface externe de l'organe, confirme cette hypothèse. Quant aux manubria, sur lesquels je n'avais pu faire que des hypothèses en **1907-08**, l'étude des types ramé et unciné, où ils ont gardé une très faible différenciation, nous a permis déjà d'affirmer qu'ils sont nés de la cuticularisation périphérique de certaines cellules du mastax, au voisinage de la queue des unci et évidemment aussi pour faciliter les insertions des muscles qui meuvent ceux-ci. Les figures 96 et 98, pl. VII montrent la chose jusqu'à l'évidence.

C'est en regardant l'organe autrement qu'en coupe ou suivant son axe qu'on voit les différences avec le pharynx triradié s'accentuer : sa forme courte, globuleuse, remplaçant la forme tubulaire de celui-ci a permis aux pièces des mouvements vers l'avant ou l'arrière et eu pour conséquence l'éparpillement en éventail, dans ces directions, des fibres radiaires et circulaires (sans parler d'une musculature longitudinale qui a pu jouer son rôle). Ainsi arrive à se constituer le mastax malléé

schématisé fig. XLVII avec ses deux directions de mou vement du ramus dans deux plans obliques l'un et l'autre sur l'axe digestif et ceux de l'uncus, solidaires ou indépendants des précédents, préhensiles ou broyeurs suivant qu'ils s'opposent par la pointe ou s'affrontent (voir fig. XVII, p. 189). Evidemment cette construction reste fort hypothétique puisque nous n'avons aucun intermédiaire entre le pharynx triradié et le mastax complètement différencié ; ceci prouve simplement ce que nous avons déjà répété : les Rotifères sont un groupe très évolué, détaché très bas de la souche des Vers et dont nous ne connaissons pas les ancêtres directs.

La constitution histologique du mastax n'est pas moins intéressante que sa constitution anatomique. C'est un organe complexe renfermant des différenciations très diverses : parties dures, muscles, glandes et organes sensoriels. Chez un animal supérieur, chacune de ces parties serait composée d'une cellule ou d'un groupe de cellules évolué dans un sens spécial. Il suffit de se reporter à nos descriptions ou à nos figures pour constater qu'il n'en est pas ici de même : sous la cuticule et les pièces dures qui en font partie, nulle trace d'un épithélium qui les aurait sécrétées. Dans les muscles et les organes sensoriels, pas de noyaux qui leur appartiennent en propre, mais entr'eux un protoplasma diffus, peu consistant, avec de petits noyaux. Seules les glandes sont semblables à toutes les autres, avec un protoplasma et des noyaux bien séparés du reste. L'idée qui s'impose est donc que le tout n'est qu'une même masse protoplasmique nucléée ayant produit sur elle et à son intérieur une cuticule, des fibrilles, etc., comme un Infusoire unicellulaire produit une nasse buccale, des myonèmes, etc. Cette conception, qui n'est que l'expression des faits, doit encore être perfectionnée : chacun des lobes visibles extérieurement sur le mastax, des compartiments sur les coupes, doit correspondre à une cellule (ou plutôt un plasmode car elle est plurinucléée) distincte ; chacune des glandes salivaires ventrales n'est autre chose, comme on le voit aisément, qu'un de ces lobes.

En dehors d'elles, chaque plasmode a produit à sa périphérie une écorce contractile, sauf sur les points en contact avec la lumière qui se sont cuticularisés; ces écorces tangentes se sont ensuite découpées en fibrilles, puis en muscles individualisés. Cette disposition des fibres en écorce autour de chaque lobe est bien nette chez *Hydatina*, et plus encore chez *Asplanchna*. Elle nous rappelle d'autres enveloppes contractiles que nous avons trouvées dans le sac rétro-cérébral et retrouverons dans l'estomac.

On peut se demander comment se forment les pièces cuticulaires creuses, comme le sont presque toujours les rami et les manubria. Or si leur cavité paraît parfois vide, il suffit d'y regarder avec un peu d'attention pour s'assurer qu'elle renferme souvent des restes de protoplasma et même des noyaux en excellent état (voir notamment fig. 98 et 122 *n*). Il est donc évident que ces pièces, comme nous l'avions déjà établi pour le manubrium, sont constituées par des plasmodes qui ont sécrété une cuticule tout autour d'eux, et non seulement du côté de la lumière ; mais il y a presque toujours des points où la cavité de cette enveloppe n'est pas fermée, et communique largement avec le protoplasma voisin. Il semble arriver aussi qu'elle se ferme complètement et que dans ce cas le protoplasma finisse par disparaître chez l'adulte, comme on le voit sur les coupes des manubria allongés des types virgé et forcipé. La conception du mastax comme un ensemble de plastides plurinucléés trouve son support dans l'embryologie qui nous montre le stomodeum constitué au début par un amas de cellules distinctes, comme du reste tout l'ectoderme, plasmodial chez l'adulte, et dans l'étude de certaines espèces de petite taille comme *Taphrocampa Saundersæ* que nous avons décrite, où le mastax est visiblement une grappe de cellules indifférentes avec des muscles et des glandes en des points très limités. Enfin il est très intéressant de la rapprocher des notions dues à Zelinka (1889) sur le pharynx des Gastrotriches, qui présente la section triradiée dont nous parlions tout à l'heure : il est constitué par un seul rang de cellules

allongées radiairement et fibrillaires, transformées pour ainsi dire en muscles dilatateurs, très contractiles, mais sécrétant à leur partie interne la cuticule. Ceci explique fort bien pourquoi le mastax n'est pas doublé d'un épithélium supportant celle-ci : il est lui-même cet épithélium, le tube digestif n'ayant qu'une couche de cellules sur toute son étendue. Au point de vue histologique comme au point de vue anatomique, le stade des Gastrotriches conduit à celui des Rotifères.

Là encore il serait à désirer qu'une étude embryologique et histogénique vint confirmer ces déductions. Nous ne connaissons à peu près rien sur le développement du mastax, et la façon dont ses différentes parties se constituent aux dépens de l'amas cellulaire stomodéal serait certes intéressante à suivre. Il serait bon de savoir aussi si les mastax très évolués passent d'abord par un stade plus généralisé ; c'est d'ailleurs assez peu vraisemblable, les parties dures pouvant difficilement se modifier par la suite. A ce propos, il y a à faire une remarque intéressante, déjà faite au moins par Zelinka chez les Bdelloïdes mais qui est très générale : chez le jeune au moment de l'éclosion les parties dures ont déjà les dimensions qu'elles présenteront chez l'adulte, leur formation est donc complètement arrêtée, et bien entendu elles paraissent beaucoup plus grosses par rapport aux dimensions totales. Il en est d'ailleurs ainsi de certaines autres pièces cuticulaires ne renfermant plus de protoplasma chez l'adulte, comme les orteils des Rattulidés (Jennings, **1903**).

A la faveur de ces considérations, nous pouvons nous faire une idée de l'importance phylogénique du mastax. C'est un fait général dans toute la série animale que les formations stomodéales donnent fréquemment naissance à des organes de préhension et de mastication, pour la simple raison que de tels organes ont leur place à l'entrée du tube digestif. Sans aller jusqu'au moulin gastrique des Crustacés, contentons-nous des plus proches voisins des Rotifères, les Annélides et les Mollusques, dont le bulbe maxillaire et la radula nous apparaîtront

de par leur origine embryologique comme les homologues du mastax (la nature stomodéale de celui-ci, niée par TESSIN, 1886, a été mise hors de doute par ZELINKA, 1892). Or, certaines formes d'armature buccale chez les Annélides présentent une analogie absolument remarquable, à ne considérer que les pièces dures, avec certains mastax : entre les mâchoires d'une *Lombriconereis* et celles d'une *Asplanchna* la similitude est tout à fait frappante. Même chez les Mollusques, certaines radulas à crochets préhensiles des Hétéropodes rappellent aussi un mastax forcipé. Délaissons néanmoins ce rapport plus douteux. En y regardant de près, il est nécessaire de faire quelques restrictions. Jamais chez les Rotifères on n'observe une répétition plus ou moins métamérique des pièces comme dans la plupart des trompes d'Annélides et toutes les radulas ; l'existence de dents multiples à l'uncus et au ramus ne saurait vraiment passer pour un fait de ce genre, car elles ne sont jamais indépendantes, souvent convergentes plus que successives et toujours alternant d'un côté à l'autre. Elles n'ont rien de plus à voir avec la métamérie que les plis d'une molaire d'Eléphant. Dans les formes à pièces peu nombreuses comme *Lombriconereis*, où l'analogie est grande avec le mastax incudé, elles sont placées la pointe non en arrière, mais en avant, leur mode de fonctionnement et sans doute leur origine sont donc tout différents.

Enfin toute idée d'un type primitif d'armature buccale plus ou moins analogue à celui-là et commun aux ancêtres des Rotifères et des Annélides, voire des Mollusques, tombe devant le fait que nous venons de démontrer : les mastax préhenseurs ne sont nullement primitifs et l'origine de toute l'évolution, le mastax malléé, n'a rien à voir avec les mâchoires d'Annélides. Notons d'ailleurs que les armatures buccales dans la série des Polychètes se rattachent au moins à deux types très différents et absolument irréductibles (1). L'ancêtre commun des

(1) Il faut citer aussi la curieuse armature buccale de l'*Histiodrilus*, qui rappelerait plutôt certaines formes virgées et où l'on croit retrouver toutes les pièces du mastax; j'ai pu me convaincre, sur des préparations obligeamment communiquées par M. E.-G. Racovitza, que leurs rapports étaient passablement différents.

Rotifères, Annélides et Mollusques ne possédait aucune armature buccale ; il avait sans doute simplement un pharynx triradié à revêtement cuticulaire aux dépens duquel la différenciation a produit le mastax par une voie que nous avons essayé d'imaginer ; des procédés analogues ont conduit à partir de la même ébauche à la constitution des mâchoires d'Annélides et des radulas de Mollusques, qu'on regarde depuis longtemps comme spécialisations de la cuticule stomodéale. La voie évolutive suivie dans ces divers cas serait à déterminer par l'anatomie comparée et l'embryologie de ces organes, où beaucoup reste à faire car on les a surtout étudiés au point de vue systématique. Il n'est point étonnant que l'adaptation à un même usage, la préhension, ait conduit finalement à une convergence d'aspect très grande entre les trois organes ; une pince est toujours une pince et on pourrait aussi bien baser des conclusions sur la similitude du mastax avec certaines pièces buccales d'Insectes auxquelles Gosse trouvait tant d'analogie avec lui. Pas plus là que pour l'appareil rotateur, avec lequel le parallélisme est remarquable, il ne s'agit d'une formation ancestrale commune aux divers Trochozoaires.

Une chose résulte en tous cas de ce qui vient d'être dit, c'est qu'il n'est pas d'organe plus que le mastax caractéristique du Rotifère, et ceci justifie la longue étude que nous lui avons consacrée. Il n'en est aucun autre dont on puisse dire qu'il existe chez tous les Rotifères sans exception, (1) (il ne s'agit bien entendu que des femelles) et n'existe que chez eux : le pied, les tentacules sensitifs se rencontrent aussi dans les Gastrotriches et disparaissent par-ci par-là chez certaines formes. D'autre part il est toujours bien défini dans ses parties constituantes et aisé, pour quiconque a lu les chapitres précédents, à distinguer des formations des groupes voisins dont nous

(1) Les vieux auteurs ont admis des Rotifères sans mastax, mais c'étaient soit les Gastrotriches et le cyphonaute qu'Ehrenberg y rangeait encore, soit des formes où ils n'étaient pas arrivés à le voir. Le seul cas récemment signalé et paraissant bien observé est celui du curieux *Cordylosoma perlucidum* observé par Voigt (1904). Mais celui-ci n'en ayant vu qu'un exemplaire, il est prudent d'attendre avant d'affirmer qu'on n'en trouvera aucune trace.

venons de parler. Son importance en systématique générale est donc très grande. Mais il n'est pas non plus d'organe dont les variations à l'intérieur du groupe soient plus étendues, ni mieux coordonnées avec le genre de vie (spécialement l'alimentation) et le reste de l'organisation, surtout l'appareil rotateur. Nous devons à présent résumer en quelques mots les points essentiels de la longue étude que nous avons faite de ces variations. Nous fournirons en même temps des types principaux des schémas simplifiés, représentant au moins deux orientations différentes de chacun, plus intelligibles je l'espère que ceux donnés par HUDSON (1886) : il n'en a pas indiqué

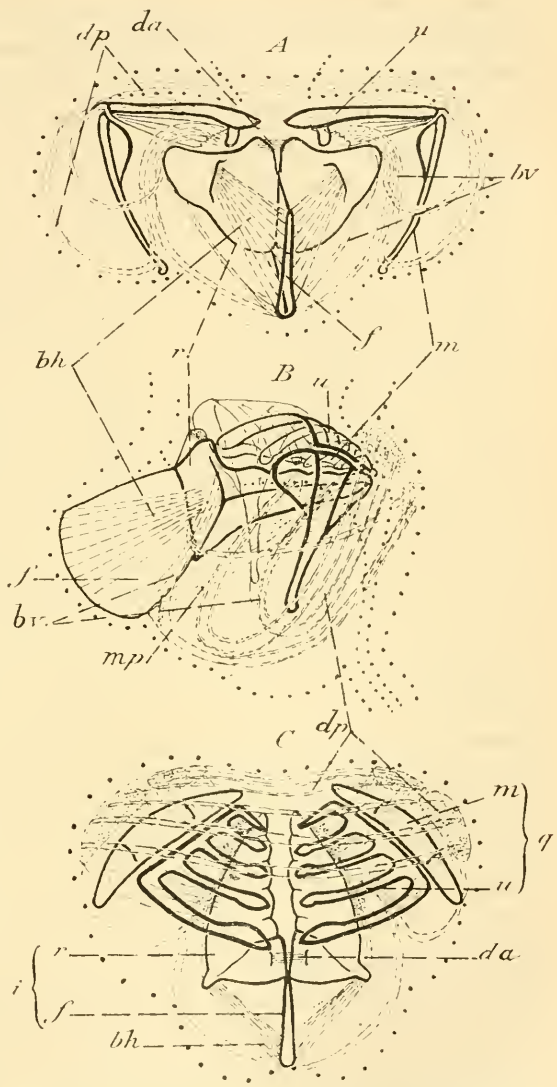


FIG. XLVII. Schéma général du mastax malléé. *A*, vue antérieure; *B*, vue latérale gauche, *C*, vue supérieure.

l'orientation et comme il a figuré les trophi vus de champ, dans le sens de leur plus grand aplatissement, ainsi qu'ils se présentent après la compression entre lame et lamelle, il en résulte que le mastax forcipé est vu par le devant, le ramé par le dessus et que toute comparaison entr'eux comme toute conception de leur fonctionnement est impossible.

Sur le mastax malléé, il n'y a point à revenir : la figure schématique XLVII ne fait que simplifier les données acquises sur l'Hydatine, auxquelles je prie le lecteur de se reporter pour l'étude détaillée de ses mouvements (1). Il n'est pas seulement le plus synthétique, mais aussi le plus répandu dans la série des Rotifères; il offre d'ailleurs avec les autres types, le virgé surtout, de nombreux intermédiaires qu'il faut parfois de l'attention pour en distinguer. Il existe chez bon nombre de Notommatidés (moins qu'on ne le croirait par les descriptions qui lui attribuent le plus souvent les formes les moins évoluées du virgé), il règne seul dans la série des Hydatinidés-Brachionidés et dans les Euchlanidés, Coluridés, Salpinidés, somme toute dans la plupart des loriqués. Il existe chez des formes pélagiques, mais surtout chez des formes benthiques ; même dans le premier cas, comme il est faiblement adapté à la préhension, la plaque buccale de l'appareil rotateur persiste toujours. Précisément parce que ses caractères sont moyens, il est assez difficile de le définir : on le reconnaît à sa forme presque globuleuse, trilobée en bas, ses pièces toutes également développées, fulcrum assez court dirigé obliquement pour donner insertion à la fois aux abducteurs verticaux et horizontaux, rami épais pourvus d'un double mouvement sous l'action de ceux-ci, unci en général à 4-6 dents, bien mobiles sur le ramus, pouvant s'affronter, ou au contraire quitter son contact pour le mouvement de préhension, manubria larges, mais assez courts. Les glandes salivaires sont moyennement développées,

(1) Je n'ai ajouté au mastax de l'Hydatine pour en faire ce type morphologique qu'un muscle adducteur ventral (*da*) correspondant à celui qui est bien développé chez *Diglena forcipata* et *Asplanchna* et dont je n'ai pu trouver le rudiment chez elle.

parfois beaucoup. Il n'est séparé de la bouche que par un goulet très court.

Dans les formes qui se nourrissent par succion de proies vivantes ou de détritus, les pièces dures perdent leur mobilité et arrivent à s'élargir pour constituer la cavité du corps de pompe dont le piston est le plancher buccal abaissé par un muscle puissant, existant déjà dans le malléé (*mp*, fig. XLVIII),

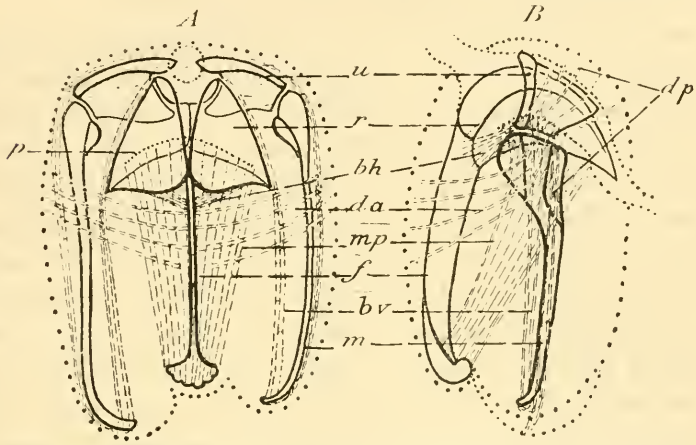


Fig. XLVIII. Schéma général du mastax virgé. *A*, vue antérieure ; *B*, vue latérale gauche.

qui appartient au système dilatateur. Le développement de ce muscle entraîne l'allongement de l'organe dans un sens longitudinal en apparence, transversal en réalité par rapport à l'axe du tube digestif. L'allongement des manubria et du fulcrum, qui sert à son insertion en général, l'accompagnent, mais ils se réduisent à de minces baguettes. L'atrophie et la soudure des pièces dures dans tout ce qui n'est pas nécessaire pour le soutien des parois se poursuit de plus en plus à partir des premières formes à rami encore capables de préhension et unci dentés. Pour constituer la paroi latérale du corps de pompe, les rami sont parfois suppléés par les manubria. En même temps d'autres points de la cuticule indifférenciée s'épaississent pour constituer le plafond de la cavité, soutenir la bouche, former canule, faire brèche même dans la proie. Ce type est réalisé

chez un très grand nombre de Notommatidés (la plupart des *Notommata*, *Proales*, *Furcularia*, les *Diaschiza*, etc.) En dehors d'eux, les Dinocharidés et les Gastropodidés-Anapodidés. Il atteint sa différenciation suprême chez des formes parasites externes : *Drilophaga* dans les Notommatidés, et tout le groupe des Seisoniens où l'immobilité et la soudure des pièces sont complètes. Les glandes salivaires, rudimentaires en général, sont extrêmement développées chez ces parasites.

Dans d'autres familles, il subit des modifications : chez les Rattulidés, il éprouve la tendance à l'asymétrie du reste de l'organisme, qui va presque jusqu'à la suppression des pièces d'un côté. Les Cathypnidés offrent un type spécial à fulcrum court et dirigé en avant, ne servant pas à l'insertion du dépresseur. Enfin dans les Plœsomidés-Polyarthridés-Synchætidés, formes pélagiques obligées de saisir leur proie à la nage, et l'avalant au lieu de la vider, il y a une adaptation spéciale à la préhension : le mastax devient très spacieux et les trophi capables d'un mouvement de cisaille. La convergence avec le type forcipé n'est qu'apparente, vu le développement de la cavité et l'épaisseur dorso-ventrale, et l'aspiration reste le mode de déglutition principal. En somme le mastax virgé existe surtout chez des formes benthiques, mais aussi dans quelques familles pélagiques et dans ce dernier cas, vu son rôle dans la capture des proies, la plaque buccale disparaît toujours. On le reconnaît à la prédominance de la dimension de l'organe parallèle à l'axe du corps, à son épaisseur antéro-postérieure (une vue de profil est absolument nécessaire pour l'identifier), l'allongement du fulcrum et des manubria, surtout l'aplatissement et la dilatation des autres pièces, la présence du piston dont le mouvement est bien visible sur le vivant et de sa puissante musculature striée horizontalement qui remplit tout l'organe. Il affleure la bouche ou en est séparé par un court canal différencié. Mais il faut bien dire qu'il est impossible de trouver une démarcation nette entre lui et le malléé, voire le forcipé ou le ramé.

Le mastax forcipé est un mastax malléé réduit au seul mouvement de préhension dans le sens vertical. Corrélativement, réduction de l'uncus à une seule dent, ou presque, et aplatissement antéro-postérieur. Le fulcrum (fig. XLIX), vertical, est assez court, mais large : en effet les abducteurs verticaux qui s'étendent de lui à deux alulas développées agissent sur un long bras de levier représenté par le ramus et n'ont pas besoin d'être

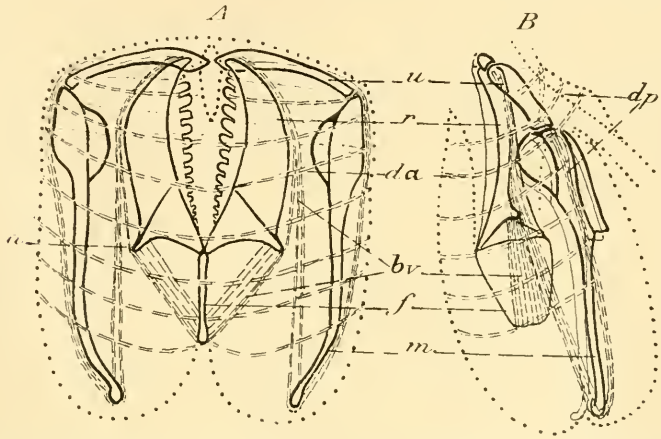


Fig. XLIX. Schéma général du mastax forcipé. *A*, vue antérieure ; *B*, vue latérale gauche.

aussi longs que les dépresseurs du piston dans le cas précédent, qui agissent directement sur le plancher buccal. Le ramus, formant pince, est plus ou moins denté et peut être protracté hors de la bouche. L'ensemble, bien qu'allongé dans l'axe du corps est, comme dans le mastax virgé, transversal par rapport à l'axe du tube digestif, l'œsophage naissant très haut. Sur la vue de profil (*B*) l'uncus et le malleus sont presque dans le même plan, divergeant faiblement, ce qui le distingue du virgé où les mallei sont rejetés très en arrière par l'élargissement des rami, limitant une cavité spacieuse dont il n'y a pas trace dans le forcipé. Sur une vue de face des trophi aplatis, comme on les figure d'habitude, il peut être très difficile de distinguer ces deux types pour un œil inexpérimenté, et l'erreur a été commise dans beaucoup de descriptions d'espèces.

Ce type est en réalité très rare : ébauché dans *Eosphora* et *Triphylus*, il ne trouve son complet développement que dans les *Diglena* du type de *D. forcipata* qui sont peu nombreuses, et l'*Eosphora aurita* (Ehrenberg) qu'il faut peut-être y faire rentrer (1). Le type où l'uncus devient parallèle au ramus et s'y soude plus ou moins est réalisé dans un certain nombre d'espèces diverses qu'il faudra toutes réunir sans doute dans le g. *Distemma*, et dans les *Albertia*, parasites qui en sont très voisins. Il est donc localisé dans les Notommatidés, et à des formes benthiques rampantes, ce qui explique qu'on le trouve avec une plaque buccale développée, bien qu'elle ne serve plus à l'adduction de la nourriture. Comme caractères l'aplatissement antéro-postérieur, l'uncus unidenté, mobile ou non sur lui, le ramus en pince montée sur un fulcrum court et large, les manubria longs, doivent suffire à le définir, joints à la protractilité du tout qui affleure directement la bouche. Les glandes salivaires sont peu développées.

Dans le second type préhenseur, qualifié par Hudson et Gosse d'incudé, c'est au contraire le mouvement de préhension horizontal qui prédomine, nécessitant une bascule de 180° de l'ensemble pour sortir de la bouche, et la dent la plus développée de l'uncus en régression est la postérieure. Le ramus (fig. L) aplati dans le même plan, prend le rôle principal et forme une puissante mâchoire cintrée, pourvue d'alulas où s'insèrent deux muscles attachés d'autre part au fulcrum qui est court et large pour la même raison que dans le cas précédent, mais allongé lui aussi dans le plan horizontal : la forme et l'orientation de cette pièce, qui n'a d'autre raison d'être que l'insertion des abducteurs, suffit à elle seule à caractériser un mastax. Au contraire les manubria restés dans le plan vertical n'ont plus d'usage pour les insertions et régressent. Quant aux muscles adducteurs, ce sont les antérieurs à la lumière, rudimentaires dans le malléé, qui ont pris toute l'importance, la partie supé-

(1) Rousselet a décrit (**1906***a*) le mastax d'un Notommatidé indéterminé qu'il avait récolté dans le Sud-africain et qui montre bien le même type, quoique plus trapu.

rieure du mastax étant fendue sur la ligne médiane pour permettre le rabattement de la pince, et sa partie dorsale dilatée en un vaste sac contractile qui reçoit la proie, l'aspire même pour ainsi dire : Ce type est localisé dans les deux genres *Asplanchna* et *Asplanchnopus* où il varie très faiblement. Il est relié au malléé, et aux forcipés les moins différenciés, par *Triphylus* ou *Dinops* qu'il y faut (au moins le second) réunir dans la même famille et où les deux mouvements de préhension subsistent encore. Sa présence chez ces formes pélagiques entraîne la disparition de la plaque buccale. Sans parler des caractères généraux du mastax et de leur position la pointe en arrière, les trophi isolés se reconnaissent immédiatement au grand développement du ramus en pince, à la régression de l'uncus qui se moule sur lui, mais a au moins une dent perpendiculaire à lui, et à l'atrophie des manubria placés également dans ce plan perpendiculaire. Les glandes y sont rudimentaires.

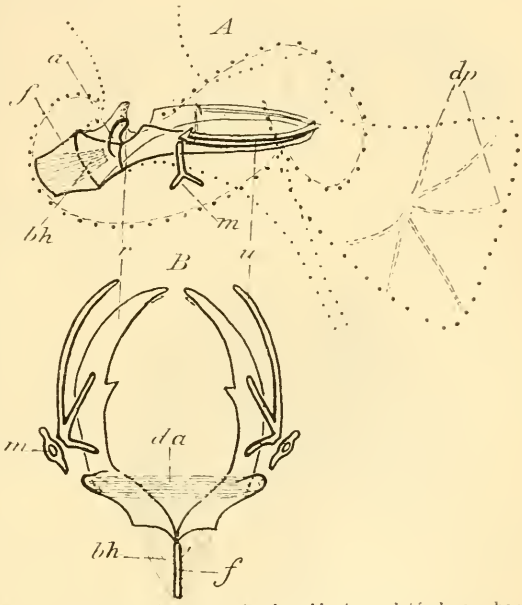


FIG. L. Schéma général du mastax incudé. *A*, vue latérale gauche ; *B*, vue supérieure des trophi avec leurs muscles.

Par opposition à ces formes carnassières, se nourrissant de proies vivantes et volumineuses, nous allons trouver chez celles qui ne se nourrissent que de particules flottantes le mastax ramé, caractérisé par la suppression de tout mouvement de

préhension (fig. LI) ; les unci, aplatis horizontalement et pluridentés, sont adhérents aux rami et n'ont plus que le mouvement de fermeture autour de la charnière médiane, et un peu l'écartement postérieur qui facilite le passage dans l'œsophage. Tandis que les rami, en dépit du nom qu'il porte, régressent et finissent par ne plus servir qu'à les relier, les unci s'étalent en demi-lune, leurs dents se multiplient et se réduisent à une fine striation sur laquelle quelques-unes font saillie vers le milieu. Le mouvement est opéré par les muscles abducteurs qui vont directement d'une pièce à l'autre, le fulcrum ayant presque disparu. La musculature constrictrice dorsale est peu développée car les muscles radiaires insérés au bord interne, qui sont abducteurs pour les rami, peuvent faciliter l'accolement des unci. Les manubria surbaissés et aplatis régressent également. Ce type, ébauché chez certains Notommatidés et Hydatinidés, n'est pleinement réalisé chez les Ploïmes que dans les familles des Triarthridés, Ptérodinidés, Trochosphæridés ; il est commun à tous les Rhizotes Mélicertiens et atteint son summum dans les Philodinidés et Adinetidés (plus *Cypridicola* qui est *incertæ sedis*) où le mastax paraît à première vue uniquement constitué par les unci. Chez

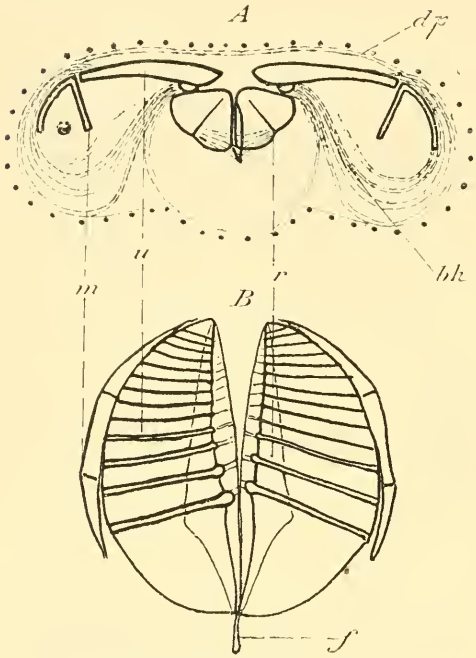


FIG. LI. Schéma général du mastax ramé. *A*, vue antérieure ; *B*, vue supérieure des trophi isolés.

tous il est lié à la conservation de la plaque buccale et en général de la bande ciliée circumapicale avec un trochus développé, absolument nécessaires pour l'adduction des particules alimentaires, que la forme soit libre ou fixée ; la ciliation se prolonge dans un long canal buccal qui le précède, à l'inverse de ce qui existe pour les mastax préhenseurs.

On le reconnaît facilement à l'aplatissement parallèle à la

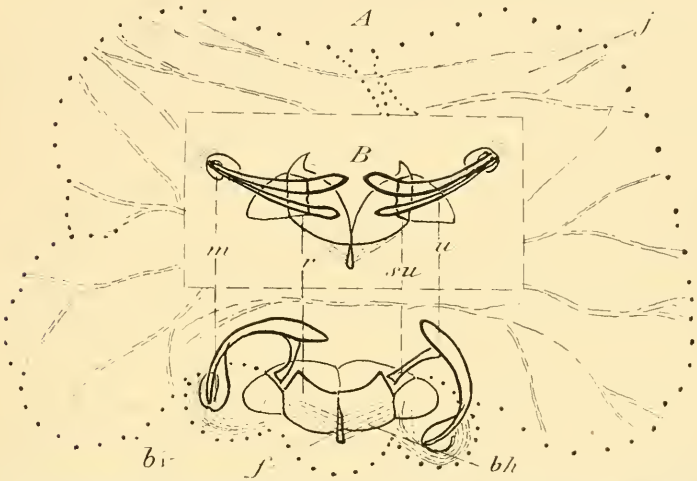


Fig. LII. Schéma général du mastax unciné. *A*, vue antérieure (avec le jabot) ; *B*, vue supérieure des trophi et des muscles.

lumière, l'uncus à dents nombreuses (qui ne saurait cependant le caractériser à lui seul) finissant par former une simple plaque striée, et à la régression des autres pièces. Les glandes salivaires y sont très développées, comme il est naturel dans un appareil masticateur et broyeur, et les ventrales ont parfois un réservoir distinct.

Enfin le mastax unciné, limité aux Flosculariens (fig. LII), nous montre au contraire l'exagération des mouvements de l'uncus sur le ramus, qui acquiert une grande amplitude grâce à la longueur du subuncus, nul ou réduit dans les autres types ; le premier se réduit en général à deux dents et possède des mouvements dans deux plans. Chez *Apsilus* il y a des dents très

développées correspondant à ces deux directions. Le tout est lié à la dilatation de la cavité du mastax en un vaste jabot contractile revêtu de cuticule où s'engouffre, par un court canal buccal terminé par un tube flottant, la proie capturée par la nasse que forme l'appareil rotateur très modifié. Dans cette cavité, où reflue le suc gastrique et commence la digestion, se meuvent en tous sens et non symétriquement les mâchoires qui dilacèrent les proies trop grosses entre leurs pointes et broient les petites en s'accolant. De là leur adaptation à des mouvements très étendus. Cette disposition est sans doute secondaire à un stade à mastax assez éloigné de l'orifice buccal comme ceux que nous venons de voir ; il est donc vraisemblable qu'elle ne dérive pas d'un mastax forcipé avec lequel les trophi ont quelques analogies superficielles ; mais en dehors même de leurs mouvements, on les en distingue aisément à leur forme, surtout à l'allongement du subuncus et la réduction du fulcrum et du manubrium. La musculature et les glandes y sont peu développées.

Nous avons vu l'importance assez faible du mastax dans la phylogénie des Rotifères ; une question de grande importance pratique est de se demander quel usage on doit en faire dans l'intérieur même du groupe pour établir ses divisions et faciliter sa systématique. C'est une tendance générale et fort légitime d'employer de préférence dans la détermination des animaux les parties dures, faciles à conserver et à étudier et ne pouvant varier d'aspect par la contraction, etc. Chez les Rotifères, elle a été peu appliquée. Ehrenberg (1838) avait ébauché une telle classification qui, vu sa connaissance rudimentaire de l'organe, ne pouvait avoir aucune chance d'exactitude. Gosse (1856) n'a point essayé d'en établir une, et depuis lui personne ne l'a fait, sans doute parce que l'étude de l'organe a rebuté tout le monde. Celle d'Hudson (1884 et 1886) ne le fait intervenir que conjointement à tous les autres caractères et celle de Wesenberg-Lund (1899) qui lui donne une grande place témoigne d'une connaissance de seconde main et plus que superficielle

de sa nature puisqu'il réunit le virgé et l'incudé au forcipé, identifie les trophi d'*Apsilus* à ceux d'*Asplanchna*, etc. ! On ne doit certes pas le regretter, puisqu'une classification basée sur un seul organe est toujours fausse par principe, et que le mastax se prête moins qu'un autre à la fonder, étant un caractère très étroitement adaptatif, lié au régime qui le modèle pour ainsi dire. Pas plus que l'appareil rotateur, pour lequel nous avons développé (**1907***a*) des considérations analogues, il ne se prête à caractériser de grands groupes; il est certain que des formes déjà très évoluées comme l'incudé ou l'unciné sont caractéristiques de coupures homogènes comme les Flosculariens et les Asplanchnidés, mais d'autre part, on ne saurait réunir les Triarthridés et les Ptérodinidés aux Mélicertiens, ni les Seisoniens aux Notommatidés : les affinités des Seisoniens étant avec les Bdelloïdes qui ont un mastax tout différent, il faut que la différenciation de celui-ci soit assez récente.

Pour les groupes plus restreints, son importance augmente immédiatement : la plupart des familles existantes ont un seul type de mastax et, comme l'avait fait judicieusement Wesenberg-Lund, nous nous sommes basés là-dessus pour retirer *Ascomorpha* et *Hertwigia* des Asplanchnidés, *Polyarthra* des Triarthridés et constituer même les groupements assez naturels, bien qu'ils puissent être dûs à la convergence, des Synchætidés-Polyarthridés-Plœsomidés, Gastropodidés-Anapodidés, etc. Il ne faut pas laisser dans la même famille des formes dont le mastax représente des différenciations opposées sans que les intermédiaires y existent. Au contraire, il est parfaitement légitime de laisser dans les Notommatidés des formes à mastax malléé, virgé et forcipé qui se rattachent très naturellement les uns aux autres à l'intérieur même de la famille Une étude approfondie portant sur les rapports des pièces et leurs mouvements mutuels montrera souvent que des mastax très différents à première vue par la forme sont en réalité voisins : tels celui d'*Apsilus* et celui des Floscularidés, de *Triphylus* et d'*Asplanchna*, etc. Ces considérations s'appliquent encore

mieux aux genres : dans la révision des Notommatidés il sera absolument nécessaire de donner au mastax plus d'importance pour ces coupures qu'à la position des yeux, sinon qu'aux caractères de forme extérieure. Par exemple les trois genres *Eosphora*, *Diglena* et *Distemma* seraient très bien définis par trois stades de mastax forcipé, et il faudrait retirer de *Diglena* la *D. catellina* (Müller) dont le mastax virgé comme les allures sont ceux d'une véritable *Diaschiza*, etc.

Enfin, nous pouvons considérer les trophi simplement comme structure caractéristique d'une espèce et permettant de l'identifier. Ils ont en effet de précieux avantages sur les caractères extérieurs si variables suivant les mouvements, la contraction, impossibles à reconnaître sur les individus mal fixés (1), etc. Ils permettent aussi de ramener à l'unité les variétés d'une même espèce, étant beaucoup moins soumis aux causes de variation locale ou temporale (voir cependant LANGHANS, **1905**) que la forme et les épines de la lorica qui partagent avec eux l'importance des pièces dures. Mais il faut encore l'employer avec discernement, une certaine variabilité existant néanmoins dans la même espèce : le nombre des dents de l'uncus et du ramus est légèrement flottant dans la plupart des cas, etc. Les proportions varient moins et la taille est utile à considérer ayant l'avantage précieux en systématique de ne pas dépendre de l'âge, comme nous l'avons dit plus haut.

Il faut d'ailleurs remarquer qu'actuellement les matériaux sont insuffisants, plus des neuf dixièmes des Rotifères ayant un mastax non ou mal figuré. Aussi ne saurait-on trop recommander à ceux qui décriront des espèces anciennes ou nouvelles de donner de bonnes figures des trophi isolés par la potasse, mais non écrasés, autant que possible dans deux orientations : celle du plus grand aplatissement (vertical ou horizontal suivant le cas), et la vue de profil au moins aussi utile que l'autre.

(1) Par exemple, l'erreur dont je me suis rendu coupable en **1907** *d* en rapportant à la *Notommata cerberus* une forme qui en était bien distincte (voir DE BEAUCHAMP **1908***a*), n'aurait pas eu lieu si GOSSE avait figuré le mastax de son espèce en la décrivant.

Il deviendra alors possible de l'utiliser dans les révisions futures et d'obtenir le sûr critérium d'identification qui manque si souvent. Du reste dans certains cas (les mastax mallées des Brachions et formes voisines par exemple), ils sont trop semblables dans tout un grand groupe pour permettre à eux seuls la détermination, à moins d'entrer dans des détails infimes.

B. — L'ŒSOPHAGE, L'ESTOMAC ET L'INTESTIN

Chapitre VIII. — L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez *Hydatina senta* (O. F. Müller).

1° Anatomie

Dans l'étude de l'intestin endodermique de l'Hydatine (fig. LIII et LIV), il faut distinguer d'abord la partie à parois épaisses, chargée d'inclusions, dont le rôle est comme nous l'allons voir primordial dans l'absorption et la sécrétion : c'est l'*estomac* (*e*). Elle est précédée et suivie de deux parties moins différenciées, mais de structure fondamentalement semblable, l'*œsophage* (*œv*) et l'intestin (*in*). La distinction entre ces trois parties est physiologique plus qu'anatomique, car les inclusions élaborées dans la paroi de la moyenne permettent seules de les distinguer. Leur contractilité est générale et il n'existe pas de rétrécissement permanent à leur jonction (Ehrenberg rangeait l'Hydatine dans ses Cœlogastrica à tube digestif tout d'une venue) : l'œsophage et l'estomac se continuent directement quand ils sont bourrés de nourriture ; mais leur limite est marquée par l'insertion des deux glandes gastriques (*gg*). Il existe bien une constriction inférieure par moments, mais elle n'est pas toujours marquée et surtout ne correspond pas à la limite histologique de l'estomac et de l'intestin : elle intéresse le premier, de façon à laisser la dernière rangée de ses cellules gonflées et colorées proéminer dans la cavité intestinale. Chez l'animal inanitié, cette cons-

triction est bien nette, mais la paroi est partout mince et semblable à elle-même.

L'œsophage dont nous venons de parler, directement continu avec l'estomac, est précédé d'un autre, extrêmement court, mais tout différent comme structure et sans doute comme origine. Il continue directement le mastax (*œc*, fig. 36, pl. IV) avec une paroi protoplasmique assez épaisse doublée d'une cuticule très mince, faiblement basophile; celle du mastax (*cu*), qui prend le lichtgrün, s'arrête à son intérieur un peu avant le renflement qui le termine.

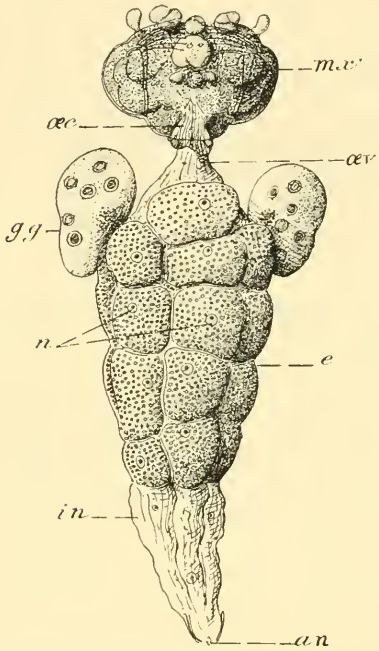


FIG. LIII. Tube digestif d'*Hydatina senta* (Müller), vue dorsale × 305.

Celui-ci est en réalité un verticille de six renflements séparés par de puissantes incisures, dont chacun est déterminé par la présence d'un noyau à gros karyosome : il en existe deux dorsaux, deux ventraux et deux latéraux (fig. 89, pl. VII) et deux petits éléments pédonculés viennent s'y jeter sur les côtés. A partir de cet endroit, le tube digestif est cilié jusqu'au cloaque, et les premiers cils qu'il porte s'agglutinent en une longue flamme qu'on voit battre dans l'œsophage où les auteurs l'ont dès longtemps signalée. Elle est insérée précisément au niveau du renflement nucléé, dans un plan frontal ; sur l'animal vu dorsalement, on la voit donc de face, et les ondes se propagent de sa base assez large à son sommet mousse et étroit. Il est impossible de se rendre compte sur le vivant si elle part de la face dorsale ou de la ventrale ; sur une bonne

coupe longitudinale comme la fig. 36, on se rend compte qu'elle naît à la fois des deux, mais surtout de la dorsale ; les aliments doivent donc séparer les deux parties accolées pour passer, ce qui la rend très propre à servir de soupape empêchant leur reflux. Plate (1886) indique à cet endroit seulement deux longs cils ondulants qui en sont les deux bords : c'est l'erreur commise par Weber (1888) sur les flammes des néphridies.

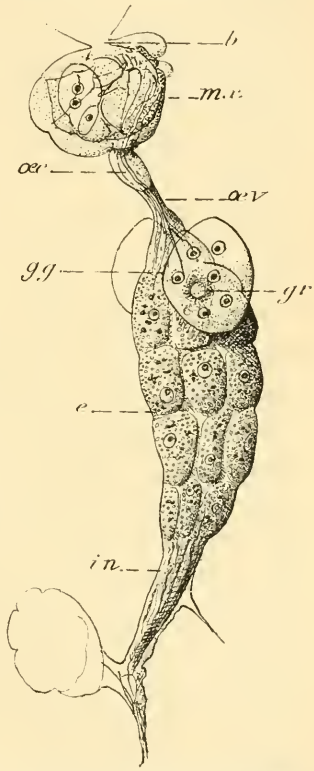


Fig. LIV. Tube digestif d'*Hydatina senta* (Müller), vue latérale gauche × 305.

Les cils de l'œsophage se conservent assez mal sur les coupes vu leur grande ténuité. La paroi diffère de celle de l'estomac que nous allons étudier par sa plus grande minceur, l'absence de toute inclusion, sinon de la graisse chez les animaux très bien nourris, et les limites cellulaires indistinctes. Les noyaux y sont semblables à ceux du reste. Sur les coupes transversales, l'estomac remontant un peu dorsalement à l'œsophage se trouve en général intéressé par la section en même temps que l'œsophage cilié, de sorte que celui-ci prend l'aspect d'une masse de protoplasma homogène qui ferme ventralement le contour de l'estomac et montre une fente sagittale qui est sa lumière ; disposition qu'on interpréterait difficilement au seul examen de la coupe 37 pl. IV.

L'estomac est un vaste sac, extrêmement dilatable, dont la largeur est maxima à son origine (insertion des glandes gastriques), et qui va en se rétrécissant jusqu'à l'intestin. La paroi est formée d'une seule (avec une restriction que nous ferons

tout à l'heure) couche de cellules sans aucun chorion, couche musculaire ou péritoine, disposées en rangées longitudinales régulières : il existe comme on peut s'en convaincre sur les coupes transversales (fig. 40 et 41, pl. IV) toujours 7 de ces rangées. Mais le nombre des cellules de chacune d'elles paraît varier de 4 à 6, les premières, qui font saillie quand elles sont bien gonflées d'inclusions à la surface de l'œsophage, étant plus petites et parfois presque détachées du reste, sauf celle de la rangée médiane dorsale qui est très développée. Leur épaisseur et leur forme sur une coupe transversale varient considérablement, comme nous allons le voir, suivant l'état de la contraction. Leur forme dans le plan tangentiel est, vu leur disposition, plus ou moins quadrangulaire.

Elles sont séparées par des membranes minces et parfois difficiles à voir quand l'estomac est à l'état de vacuité complète, mais qu'on retrouve toujours quand on les cherche attentivement sur les coupes. Sur le vivant, elles sont faiblement visibles (on les voit au contraire très nettement dans d'autres espèces comme *Brachionus pala* Müller, où elles paraissent finement ponctuées), mais si les parois n'ont pas été absolument vidées par un jeûne prolongé (fig. LIII et LIV), les cellules se distinguent avec la plus grande évidence car chacune d'elles, bourrée de globules plus ou moins réfringents, est séparée de sa voisine par une mince bande qui en est dépourvue et au-dessus de laquelle elle fait saillie, surtout quand l'estomac est contracté ; mais cette bande représente la partie limitrophe où la faculté d'assimilation de chaque territoire nucléaire ne s'exerce plus, plutôt que la très mince membrane de séparation elle-même. Ces détails n'étaient pas inutiles à donner, vu l'affirmation assez répandue dans l'enseignement et quelques traités généraux que tout le tube digestif des Rotifères, comme l'ectoderme, les glandes, les néphridies, etc., est à l'état plasmodial ; affirmation qui n'a aucun fondement dans la littérature en ce qui concerne l'Hydatine et le reste des Ploïmes et Rhizotes auxquels tous les auteurs ont reconnu des

cellules stomacales distinctes, et qui est sans doute une généralisation malencontreuse de ce qu'a dit ZELINKA des Bdelloïdes où nous trouverons en effet un état plasmodial qui leur est absolument propre.

Sur le contenu de la cellule, nous serons bref pour l'instant, car les inclusions qui en sont le principal, étant absolument variables selon l'état de la nutrition, seront étudiées avec la physiologie de l'élément. Il se compose en dehors d'elles d'un protoplasma homogène, granuleux, qui difflue avec la plus grande facilité et dont une bonne fixation ne peut être réalisée que par les techniques indiquées dans le première partie, surtout le mélange *Aa*. Tous les réactifs à forte dose de sublimé le désagrègent et l'émiettent, laissant la cellule réduite à son cadre, et le Flemming, le Bouin, l'alcool absolu ne sont guère supérieurs. Il ne montre une structure réticulée ou plutôt vacuolaire que quand l'animal a souffert d'une longue inanition, d'une anesthésie ou d'une compression trop prolongées. Chaque cellule renferme un seul noyau (*n*), situé toujours dans la portion externe, mais qui est en général plus ou moins excentrique quand on considère la cellule de face. Comme ceux que nous avons trouvés dans les autres organes, il est à peu près régulièrement arrondi (diamètre 10 μ environ), avec une membrane fort nette et un gros karyosome rond ou irrégulièrement elliptique (5 à 6 μ) qui prend avec intensité les colorants basiques. Sur des préparations à l'hématoxyline ferrique pas trop différenciées (fig. 90, pl. VII) on distingue en outre quelques masses chromatiques beaucoup plus petites, accolées à la membrane, et un fin réticulum achromatique reliant le tout si la fixation est bonne, qu'on peut distinguer avec de l'attention sur le vivant. Mais ce dernier est souvent masqué par le suc nucléaire que les réactifs précipitent sous forme granuleuse et qui prend alors avec intensité l'orange et surtout l'éosine. Les phénomènes de fragmentation du karyosome seront étudiés avec la physiologie.

Nous avons déjà parlé des membranes qui séparent de ses

voisines la cellule stomacale ; celles qui la séparent du liquide cavitaire et de la lumière intestinale ne sont pas plus différenciées, et il ne saurait être question à proprement parler de basale, ni de plateau. Elles se distinguent même difficilement du protoplasma, un peu plus condensé et plus colorable en dehors et surtout en dedans, et ne sont bien mises en évidence que par l'action des fixateurs imparfaits dont nous avons parlé qui détruisent partiellement le protoplasma et les respectent. La membrane interne donne insertion aux cils qui tapissent la lumière, et l'aspect ponctué ou plutôt ondulé qu'elle présente parfois à un très fort grossissement est dû simplement à ces insertions ; quant à la teinte verte que prend en général cette région dans les triples colorations, elle est due aux très fines inclusions que nous étudierons et non à la présence d'un plateau ; elle n'est point nettement limitée vers l'intérieur de la cellule.

Les cils en question contrastent étrangement par la simplicité de leur constitution non seulement avec ce qu'on observe dans les organes ciliés de la plupart des groupes animaux, mais avec la différenciation très élevée de certains cils de la couronne. On ne saurait mieux les comparer qu'à ceux qu'a décrits Prenant (**1905**) dans l'intestin de *Distomum hepaticum*. Ils sont en effet réduits à des filaments protoplasmiques très longs, déliés et labiles, se détruisant et s'agglutinant avec la plus grande facilité. Pas trace de racines, de bâtonnets ni de grains basilaires ; la légère indentation de la membrane dont il vient d'être question marque seule leur insertion. Leur fixation convenable est encore plus difficile que celle du cytoplasme ; la partie basilaire, quoique guère plus épaisse que le reste, est seule en général bien conservée et bien distincte. Si l'estomac est rempli de nourriture (fig. 38, pl. IV), on voit celle-ci former une masse dilatant la lumière et séparée des cellules par une mince bande claire où se trouve la base des cils ; sinon, on distingue les cils eux-mêmes presque toujours enchevêtrés, coagulés, et réduits soit à un réticulum irrégulier (fig. 47, qui

se rapporte à *Euchlanis dilatata*), soit à une masse granuleuse où on distingue à peine une fibrillation. Ces phénomènes se comprennent bien étant donnée la faible différenciation du plasma évidemment mou et gluant. J'ai néanmoins réussi à obtenir quelques préparations irréprochables à ce point de vue, et où se trouve conservée la disposition en tourbillon qu'ils ont sur le vivant (fig. 42 notamment). Quant à leurs affinités colorantes, ils sont beaucoup plus acidophiles que ceux de la couronne et, suivant l'état de la différenciation, se teintent dans les triples colorations en gris, et plus souvent en vert.

Sur le vivant, on les distingue fort bien, animés d'un mouvement de tourbillon qui fait exécuter au bol alimentaire une rotation régulière dans la lumière ; mais quand l'estomac est distendu par celui-ci, il devient très difficile de les apercevoir : avec beaucoup d'attention on distingue, comme sur la coupe de tout à l'heure, seulement leur partie basilaire dans l'espace presque virtuel qui sépare la masse de la paroi ; le reste est, soit mêlé à celle-ci, soit, ce qui est plus probable, intimement appliqué à sa surface ; bien entendu ils ne peuvent dans ce cas, lui imprimer de rotation. Leur mouvement disparaît beaucoup plus vite que celui des cils de la couronne ou de la flamme des néphridies (c'est celui-ci qui persiste en dernier), quand l'animal commence à souffrir de la compression ou de l'anesthésie : l'altération que nous avons décrite est déjà commencée et le fixateur ne fait que l'enregistrer.

En plus des rangées normales de cellules qui limitent l'estomac, on aperçoit sur certaines coupes transversales des cellules (*cm*) placées plus en dehors et se distinguant des autres par leur plasma dépourvu d'inclusions comme l'est parfois la partie externe de celles-ci ; j'ai cru d'abord que l'apparence de la fig. 42 par exemple s'expliquait simplement par l'obliquité de certains éléments dont la partie supérieure renfermant le noyau chevauchait sur les voisines. Par l'examen des séries de coupes transversales, comme des coupes longitudinales

telles que la fig. 91, pl. VII, j'ai pu me convaincre qu'elles en étaient parfaitement distinctes, et séparées en général par une membrane semblable aux autres. Elles forment deux rangées longitudinales sur la surface dorsale de l'estomac, à droite et à gauche de la rangée médiane de cellules digestives et comblant l'espace qui les sépare des rangées voisines. On ne les voit donc jamais sur une coupe rigoureusement sagittale comme la fig. 37, mais sur les coupes voisines comme la fig. 91 qui provient de la même série. Il n'en existe pas sur les faces latérales et ventrales de l'estomac ; les deux ou trois supérieures de chaque rangée sont très saillantes et on constate aisément leur présence même sur le vivant ; les inférieures beaucoup moins visibles ne se trouvent que sur certaines coupes. Leur noyau est absolument identique à celui des cellules digestives, leur plasma semblable au plasma de celles-ci à l'état de vacuité car il ne renferme comme inclusions qu'un peu de graisse (chez les animaux bien nourris), qui se traduit sur les coupes par des vacuoles vides, après dissolution de celle-ci. Nous verrons tout à l'heure le rôle qu'on peut leur attribuer.

De l'intestin, pas grand'chose de plus à dire que de l'œsophage ; comme lui, il diffère de l'estomac par l'absence complète d'inclusions sauf la graisse, la moindre netteté des limites cellulaires et la moindre régularité de la disposition des noyaux. Sur le vivant, il est le plus souvent dilaté et sa paroi très mince ; sur les coupes, il est au contraire fortement contracté et son protoplasma très désagrégé ne fournit que des images peu satisfaisantes. Ses cils, comme on peut s'en convaincre déjà sur le vivant, sont plus longs et plus forts que ceux de l'estomac ; ils ont une affinité encore plus marquée pour le lichtgrün (voir la fig. 37). Ils ont une moindre tendance à s'embrouiller, mais non une moindre à se coaguler et à se confondre. L'intestin va se rétrécissant jusqu'au point où il reçoit ventralement le court conduit de la vessie ; au delà c'est le cloaque, très réduit, mais dépourvu de cils, qui est sans doute d'une

autre origine blastodermique et dont nous laisserons l'étude complètement de côté dans ce travail, ses variations étant plutôt liées à celles de l'appareil excréteur.

La question de la contractilité de l'intestin moyen, des formes et des mouvements qui en résultent, ne peut être envisagée que sur l'ensemble de ses trois parties. Tous les observateurs savent qu'il est fort dilatable et fort mobile. Ses variations de forme ne dépendent pas que de lui-même, mais de la contractilité générale du corps et surtout du développement du vitellogène et de l'œuf : quand ils sont très développés, sur l'animal en pleine activité de ponte, l'estomac et surtout l'intestin sont absolument laminés et, dès qu'ils se vident, réduits à deux parois accolées. Notre description portera donc sur un animal à gonade peu développée, soit qu'il n'ait pas encore atteint la maturité sexuelle, soit que celle-ci ait régressé par suite d'une alimentation insuffisante. A l'état moyen de contraction, le tube digestif offre la forme de deux cônes inégaux accolés dont la base commune est formée par la jonction de l'estomac à l'œsophage. La surface de l'estomac est régulièrement bosselée par les cellules qui y font de fortes hernies ; elles font saillie également, mais peu marquée, à l'intérieur de la lumière. Après anesthésie et fixation, sur une coupe transversale (fig. 40) on voit au contraire des saillies internes très prononcées, subdivisant la cavité en une étoile à sept branches, les externes peu marquées. L'œsophage et l'intestin ne portent aucune subdivision nette, ou de simples plis longitudinaux peu marqués.

L'estomac ainsi représenté est animé de mouvements de contraction assez fréquents, véritable péristaltisme qui procède d'habitude de haut en bas. Les contractions ne sont pas générales, mais localisées sur les lignes de jonction des cellules dont elles ont pour effet d'accuser encore plus la saillie, en lui donnant un aspect ficelé très caractéristique. En même temps que les constrictions annulaires siégeant sur les limites horizontales se font des contractions longitudinales asymétriques,

siégeant sur les limites verticales, qui déforment l'estomac et le balancent à droite et à gauche, ou symétriques, siégeant surtout dans l'œsophage et l'intestin, qui l'étirent, le portent presque au contact du mastax (c'est l'aspect qu'il prend presque toujours durant l'anesthésie ; voir la coupe sagittale 36) ou le ramènent vers le cloaque ; il est manifeste qu'il intervient là des muscles extérieurs à lui. La plus permanente des constrictions circulaires siège, comme nous l'avons vu, non exactement au contact de l'estomac et de l'intestin, mais un peu plus haut, sur le premier lui-même ; elle n'est pas toujours visible extérieurement, mais très nette sur la coupe optique où l'on aperçoit un bourrelet horizontal bordé sur ses deux faces par les deux dernières rangées de cellules, qui sépare anatomiquement les deux parties.

Quand l'estomac est complètement bourré d'aliments, les irrégularités de sa surface s'effacent et l'on n'a plus qu'une paroi assez mince où de faibles dépressions externes et internes marquent les limites cellulaires ; il forme une seule cavité, renfermant une pelote alimentaire indivise, avec l'œsophage, qui se continue avec lui sans autre démarcation que les différences cytologiques et l'insertion des glandes gastriques. Au contraire la constriction dont nous avons parlé l'isole de l'intestin, de son côté dilaté : de *cœlogastrique* suivant la nomenclature d'Ehrenberg, l'Hydatine est devenue *gastérodèle*, apparence déjà observée par Cohn (**1856**). Mais il faut bien savoir que, pour que le tube digestif soit dilaté, il n'est pas nécessaire qu'il renferme quelque chose : on l'observe aussi avec un estomac ne renfermant rien, ou à peine quelques grains flottants dans la cavité. Cela surtout chez des animaux ayant souffert d'une alimentation insuffisante ou d'une anesthésie faible, mais très prolongée, qui paralyse la musculature tandis que les cils continuent à pousser dans la bouche de l'eau et des particules. On peut arriver ainsi à une distension pathologique extrême qui s'observe chez tous les Rotifères dans les mêmes conditions ; mais le fait de la dilatation à vide

est parfaitement physiologique. Quand les cellules ont été vidées d'inclusions par un jeûne prolongé, leur saillie extérieure se réduit à de légères bosselures , mais à l'état de contraction leur saillie intérieure peut être encore très prononcée : elle dépend surtout de la contraction, l'externe de la réplétion des cellules.

L'existence d'une musculature propre du tube digestif, de l'estomac principalement, ressort assez de la description que nous venons de donner. Il suffit d'avoir vu se contracter un estomac d'Hydatine pour être convaincu qu'au damier assez régulier formé par les cellules se superpose un réseau non moins régulier de muscles circulaires et longitudinaux suivant à peu près leurs lignes de contact, et qu'il n'en existe pas entre celles-ci car un sillon de contraction ne se creuse jamais au milieu d'une cellule. Mais il est beaucoup plus difficile d'en apporter la preuve histologique. Tandis que dans d'autres estomacs, comme celui de l'*Euchlanis dilatata*, la musculature se démontre avec assez de facilité, on n'arrive qu'à grand'peine à l'entrevoir chez l'Hydatine sur des préparations à l'hématoxyline ferrique peu différenciées : on constate alors (fig. 90, pl. VII), l'existence de minces fibrilles uniformément colorables, qui passent dans les cellules mêmes sous les parois externes comme le montre la coupe radiaire de droite, mais non exactement sur la membrane. Ceci explique que le pli de contraction ne coïncide pas toujours exactement en position et en direction avec celle-ci, surtout au niveau du sphincter gastro-intestinal où elles sont le plus développées, comme on le voit sur la coupe tangentielle de gauche. Il est impossible de constater avec précision leur nombre et leur position.

La question de l'individualité de ces fibres se pose immédiatement : ont-elles quelque part sur leur trajet du sarcoplasma et un noyau propre comme les fibres musculaires cavitaires et même celles de l'ectoderme d'après Zelinka, ou sont-ce des différenciations des cellules digestives elles-mêmes comme dans les cellules myo-épithéliales de beaucoup d'animaux

et, sous une forme particulière dans le mastax ? L'Hydatine se prêterait fort mal à trancher cette question ; mais il vient immédiatement à l'idée que les cellules spéciales, superposées aux autres et sans inclusions digestives, que nous avons vues sur la face dorsale de l'estomac sont justement des corps cellulaires de fibres musculaires, d'autant plus qu'elles correspondent bien aux deux muscles longitudinaux que nous verrons à cette place dans *Euchlanis dilatata ;* je n'ai pu constater une continuité entre les unes et les autres, vu les difficultés d'observation dont j'ai parlé, mais je considère la chose comme très probable. Remarquons d'ailleurs qu'elles ne correspondent qu'à une partie du réseau dont la portion ventrale par exemple pourrait bien appartenir en propre aux cellules digestives, et que leur grande ressemblance cytologique avec celles-ci, leur continuité presque en certains points (voir la coupe 40 où les inclusions seules les distinguent), rend très probable qu'elles sont les sœurs de ces cellules endodermiques mêmes, détachées d'elles et adaptées à la fonction musculaire de façon secondaire. Toutefois il ne faudrait pas exclure *a priori* l'idée d'une musculature adventice née du mésenchyme : sur une vue de profil de l'animal entier, on voit très bien (fig. LIV) des muscles extrinsèques nés au dessus de l'anus venir s'éparpiller sur l'estomac, aux mouvements d'ensemble duquel ils contribuent, en un faisceau de fines fibrilles qui peut-être prennent part à la formation du réseau. Tout ceci sera discuté après les autres exemples que nous avons à voir.

De l'étude anatomique de l'estomac on ne saurait séparer celle des glandes gastriques qui sont annexées à son origine. Chez l'Hydatine ce sont deux masses protoplasmiques arrondies (*gg*), en général déprimées vers leur partie moyenne par un muscle longitudinal qui passe à proximité. Elles s'insèrent par un pédoncule extrêmement court au point exact où commence l'estomac à parois glandulaires, laissant dorsalement entr'elles 3 des 7 cellules du premier verticille, ventralement les 4 autres. Elles ne semblent point limitées par une membrane

individualisée ; on voit souvent à leur périphérie des rides ou de petites incisures (fig. 27, pl. III) qui sur l'animal en état de dénutrition arrivent à les réduire à deux masses inégales et flétries. Le protoplasma qui les constitue est homogène ou très finement granuleux dans toutes ses parties ; on y trouve les noyaux, presque toujours au nombre de 6 chez l'Hydatine ; ils sont arrondis, absolument comparables à ceux du tube digestif, sauf leur karyosome un peu plus gros qui ne laisse qu'un mince espace autour de lui. Sur l'animal vu de profil, on s'aperçoit qu'ils sont rangés assez régulièrement autour du centre de la glande. Il n'existe, comme dans l'ectoderme, les glandes du pied, etc., pas la moindre trace de limite cellulaire, ce qui est le fait général dans tout le groupe [certaines petites formes paraissent avoir des glandes uninucléées] (1).

Dans la partie la plus interne, celle qui touche le tube digestif, on aperçoit un amas de petits granules réfringents qu'un examen attentif chez des exemplaires favorables montre rangés autour d'un canal assez court, faiblement courbé avec une concavité supérieure et nettement limité par eux, qui s'ouvre dans la lumière stomacale entre les deux cellules voisines. Ce sont les grains de sécrétion. J'ai parlé d'un exemplaire favorable, car rien n'est aussi variable de l'un à l'autre que les dimensions du canal et du manchon qui l'entoure. Parfois le premier est si développé qu'il atteint presque la paroi externe de la glande, avec une largeur proportionnée, parfois il est totalement invisible. De même les grains peuvent se réduire à un petit amas interne dans le second cas, à une très mince couche bordant le canal dans le premier, ou au contraire abonder à tel point qu'ils remplissent tout le centre de la glande, laissant autour d'eux une mince couche de cytoplasma. La limite externe de l'amas n'est jamais très nette, mais pourtant les grains périphériques ne s'éparpillent pas dans tout le cytoplasma. Pour achever la liste des inclusions qui se trouvent dans

(1) Vogt et Yung (1888) les indiquent comme pluricellulaires chez *Brachionus pala* ; c'est une erreur d'observation ou d'interprétation.

les glandes gastriques, au moins à l'état normal (car chez l'animal inanitié ou parasité on voit apparaître des mouchetures rouge carmin après action du neutralrot, des vacuoles, des blocs réfringents, des grains ou filaments basophiles dont l'étude ne saurait trouver place ici), il suffira de mentionner les fines gouttelettes de graisse uniformément réparties chez les animaux bien nourris.

Sur les coupes, les grains de sécrétion se montrent assez faiblement basophiles : ils prennent la safranine et surtout l'hématoxyline au fer, mais se laissent décolorer assez facilement, de sorte que par les coupes soumises à l'une des triples colorations ils apparaissent teintés tantôt par ces colorants (fig. 27), tantôt par l'éosine et l'orange (fig. 37) suivant l'état de la différenciation et sans doute suivant l'état de la sécrétion au moment de la fixation. En tout cas, dans un même animal, ils sont tous sensiblement au même état et présentent la même teinte, à l'inverse des grains stomacaux dont nous parlons plus loin. Par contre, ils ne sont pas tous de même taille, et paraissent parfois entourés d'une auréole claire. Mais leur petitesse chez l'Hydatine se prête mal à l'analyse. Au contraire la lumière de la glande se montre remplie d'une masse homogène, le liquide de sécrétion coagulé évidemment, qui prend avec intensité le lichtgrün et se prolonge par la fente intercellulaire jusqu'à la cavité digestive. Il y a donc une différence histochimique bien tranchée entre le grain et le produit définitif qui résulte de sa liquéfaction ; on aperçoit sur des coupes favorables (fig. 36) les grains noyés dans un réseau plus vert que le reste de la glande qui représente cette dissolution en train de se faire à leur périphérie. Le cylindre de coagulum vert qui occupe le canal paraît souvent beaucoup plus étroit que lui, en raison sans doute d'une contraction par l'effet du fixateur. Bien entendu les différences si marquées dans le développement des grains et du canal se retrouvent sur les coupes, aggravées des variations de leur coloration : le contenu de la lumière lui-même tantôt paraît

faire défaut, tantôt affecte une teinte verte intense.

En somme l'aspect des grains, leurs réactions histologiques et chimiques, évoquent ceux des grains de ferment dont le type est le zymogène de la cellule pancréatique, lui aussi plus ou moins basophile suivant les circonstances, que WERTHEIMER et LAGUESSE (**1901**) considèrent comme uniquement tryptique. L'étude des fonctions de l'estomac nous rendra cette hypothèse très probable. Notons pourtant qu'ils ne se colorent jamais eux-mêmes par le neutralrot comme les grains de sécrétion du pancréas et des glandes salivaires (voir notamment MICHAELIS, **1900**). Il faut s'attendre à trouver les variations si étendues de la sécrétion en rapport direct avec les différentes phases de la digestion ; par malheur il m'a été impossible d'établir ce rapport. Les grains abondants ne sont pas l'apanage des animaux jeûnant ; ils n'augmentent pas par l'inanition et ne diminuent pas quand on réalimente. Chez les animaux très bien nourris, les différences sont les mêmes. A la sortie de l'œuf, le canal est en général assez dilaté et les grains peu abondants ; on trouve d'autre part une sécrétion développée dans des glandes très atrophiées et fripées. La pilocarpine semble produire rapidement leur disparition ; mais comme elle est extrêmement toxique pour l'animal et fait en même temps apparaître des vacuoles et autres produits d'altération, je n'ai pu rien tirer de précis de son emploi (1). Tout ceci ne nous indique rien sur les variations de la sécrétion, l'abondance de produit épanché ne dépendant pas des masses de grains et de liquide présents actuellement dans la glande, mais de la rapidité de leur élaboration et de leur dissolution qui pourraient se modifier parallèlement sans changer l'aspect.

(1) J'ai vu une fois la constriction par un muscle aboutir à l'isolement presque complet du lobe supérieur de la glande, où se trouvait un kyste rond formé par la partie supérieure du canal dilatée et entourée d'une couche assez épaisse de grains. L'animal vécut 2 jours, soumis à des alternatives de jeûne et d'alimentation, sans que l'aspect se modifiât.

2° Physiologie

L'étude de la nutrition chez l'Hydatine, dont j'ai donné les premiers résultats dans deux notes à l'Institut (**1907***b* et *c*) est encore ici fort incomplète, ce qui tient d'abord au temps considérable qu'elle exigerait pour être envisagée sous tous les points de vue, dont beaucoup sont importants bien qu'indirects, comme ses rapports avec la reproduction et l'excrétion, comme les altérations qui surviennent rapidement par le fait de l'inanition et qu'il est arbitraire de séparer des phénomènes normaux (d'autant qu'elles sont capables de *restitutio ad integrum* par la réalimentation) (1); ce qui tient ensuite à l'insuffisance des moyens microchimiques actuels pour déceler dans les cellules les diverses substances qui s'y trouvent, moyens qui ne pourront d'ailleurs être perfectionnés qu'au moyen d'un matériel permettant l'analyse en masse.

Dans l'estomac d'un animal adulte et bien nourri, on rencontre une série d'inclusions presque toutes globulaires, sous forme de grains ou de gouttelettes, mais de taille, de répartition et de colorabilité très différentes. La graisse seule se laisse facilement distinguer par son aspect et ses réactions habituelles ; aux autres, on ne peut appliquer à première vue d'autre qualificatif que le terme vague de « grains de sécrétion ». On remarque seulement sur les coupes qui ont subi une des triples colorations indiquées que certains sont basophiles, prennent plus ou moins la safranine et l'hématoxyline, quelquefois après forte différenciation l'orange ou l'éosine, tandis que d'autres prennent avec électivité le lichtgrün. Par l'étude du vivant, la chose n'apparaît pas plus claire : la cellule est bourrée de grains de réfringence variée, tantôt incolores, tantôt jaunâtres ou bruns ; la coloration vitale les colore rarement tous, le plus

1. Une étude d'ensemble de ces altérations serait fort intéressante à rapprocher de celle qu'a faite Wallengren (1902) chez la Paramécie; l'apparition de corpuscules colorables vitalement, parfois sur les coupes de grains basophiles, la vacuolisation générale ensuite, s'y constatent également.

souvent inégalement, et on ne tarde pas à soupçonner qu'elle ne colore pas toujours les mêmes. On ne peut donc s'en tenir à l'observation statique et à l'interprétation *a priori* trop souvent employées dans l'étude des organes glandulaires, à moins de se borner à définir des réactions colorantes, ce qui n'offre aucun intérêt. Une étude expérimentale approfondie des effets du jeûne et d'alimentations variées et graduées, avec examen comparatif des mêmes animaux sur le vivant et par les coupes, peut seule conduire à des conclusions précises. Ce sont ses résultats que nous allons exposer ici.

Il faut partir de l'estomac vidé par un long jeûne, mieux encore, car il est difficile qu'il le soit complètement avant que surviennent des altérations, de l'estomac de l'embryon au sortir de l'œuf. Il est alors parfaitement formé et prêt à fonctionner, en même temps que débarrassé du vitellus larvaire. Ses cellules sont basses, peu distinctes, et renferment vers le milieu le noyau, qui occupe la plus grande partie de leur épaisseur. Parfois quelques fins granules de graisse qui proviennent des réserves embryonnaires et semblent épars dans toute la cellule, non localisés dans sa zone externe comme ceux de l'adulte. Si on laisse l'animal dans l'eau pure, où il peut vivre plusieurs heures sans manger, et même augmenter très nettement de taille, ils disparaissent rapidement. A un fort grossissement on voit la partie interne de la cellule plus granuleuse que l'externe ; les très petits grains qui la farcissent se colorent légèrement en rose par le neutralrot (fig. 51 pl. V). Sur les coupes, ils prennent le lichtgrün un peu plus fort que le reste du protoplasma : l'aspect est celui de la fig. 41 (pl. IV), qui se rapporte à un adulte jeûnant, sauf qu'ils sont souvent un peu plus gros et parfois entourés d'une vacuole. La lumière est en général dilatée et les cils actifs.

Plaçons l'animal pris à ce stade dans un verre de montre avec quelques gouttes de jus de fumier riche en Infusoires *incolores*. Aussitôt on voit ceux-ci, précipités dans la bouche par le tourbillon des cils, être appréhendés par le mastax

comme nous l'avons décrit plus haut, et pour la plupart réduits à l'état de bouillie amorphe. Arrivés à l'estomac, ils y forment une pelote qui reste d'abord, bien que celui-ci soit vide et dilaté, localisée dans la région cardiaque, puis s'étend peu à peu et arrive à le remplir. Les cils lui impriment un mouvement de rotation continue qui cesse d'être actif dès que la pelote devient un peu grosse et distend l'estomac, ce qui arrive en quelques minutes ; il est alors absolument bourré de la flamme au sphincter pylorique comme nous l'avons dit plus haut. Mais pour bien suivre les phénomènes qui se passent dans la paroi il ne faut point aller jusque là, et maintenir l'ingestion à un taux modéré.

Au bout de quinze à vingt minutes, on commence à apercevoir avec un fort objectif, à la limite interne de la cellule, juste à la base des cils, une rangée de corpuscules très petits, peu réfringents, mais néanmoins beaucoup plus distincts que ceux de l'organe à jeun (fig. 52). Ils prennent aussi le neutralrot avec beaucoup plus d'intensité et dès ce moment l'estomac, rose à jeun, apparaît rouge vif à un faible grossissement (il s'agit de colorations aux doses telles que rien d'autre dans le corps ne fixe le réactif ; voir la partie technique). Sur les coupes, on constate une zone interne d'une structure réellement réticulée, dont les mailles renferment ces éléments qui tranchent sur elles, dans la triple coloration à base de safranine, par une coloration rose jaunâtre (fig. 38 *gl*). Mais ce stade est rapidement dépassé : en moins d'une heure les grains forment plusieurs rangs dans la partie interne de la cellule, mais encore presque tous en dedans du noyau. Leur taille est très variable, les plus gros pouvant atteindre le diamètre du karyosome ; mais, au moins sur les coupes, on peut s'assurer qu'il existe toujours sous les cils une région où le protoplasma écumeux est bourré de très petits grains, si serrés qu'ils arrivent à donner l'impression d'une ligne de points un peu carrés par pression réciproque ; ils croissent ensuite vers l'extérieur de façon assez irrégulière, tout en devenant moins serrés.

Vitalement, ils se colorent encore vivement en rouge, mais il y en a toujours quelques-uns d'incolores, d'autres peu colorés ; ce ne sont pas toujours les plus gros, mais souvent les plus externes, et en tout cas, ils sont nettement plus réfringents que les autres. La fig. 53, faite après deux heures d'alimentation assez modérée, se rapporte à peu près à ce stade.

Tous ces globules sont régulièrement arrondis, sauf aux endroits où ils sont très serrés, et prennent vivement les colorants basiques : l'hématoxyline au fer les colore d'une façon très intense (voir la fig. 28 pl. III), en noir franc devenant un peu bleuté après différenciation très prolongée. Il est presqu'impossible de les décolorer, car ils retiennent la laque ferrique au moins autant que le karyosome. Pour la safranine ils ont moins d'affinité : elle ne leur communique qu'une belle teinte rose (fig. 38 à 40 pl. IV), un peu saumonée par le fait du mélange d'orange, qui contraste avec le rouge vif des karyosomes. Le magenta au contraire, ainsi que le bleu Unna, les colorent avec intensité. Mêlés à eux, on aperçoit encore quelques grains verts épars comme ceux que nous avions trouvés dans l'estomac à vide, plus gros même. Ils n'ont pas une localisation ni un ordre de taille bien précis ; leur forme est souvent un peu anguleuse, leur aspect non homogène. Ils sont aussi moins adhérents que les autres au protoplasma, souvent entourés d'une ébauche de vacuole ; pourtant les plus petits au moins y sont réellement inclus.

Très rapidement, en trois ou quatre heures en général si les Infusoires sont abondants, se réalise l'image de la réplétion complète (fig. 54). Vu dans son ensemble, l'estomac apparaît gonflé et absolument noir ; il ne présente aucune teinte rouge appréciable à première vue, même s'il est resté dans la même solution de colorant. Il est extrêmement dilaté par les aliments qui le bourrent et comprime les autres organes, à moins qu'un œuf bien formé ne l'aplatisse lui-même. Le corps entier, presque régulièrement conique à l'état de jeûne, prend une forme en toupie très caractéristique et on distingue aisément même

à la loupe l'aspect spécial de l'estomac. Si on laisse jeûner l'animal, il se débarrasse rapidement (un quart d'heure à une demi-heure) du contenu de son estomac. Celui-ci devient moins gonflé, ses cellules beaucoup plus saillantes ont l'aspect en grappe caractéristique et ses mouvements sont plus actifs. Mais sa coloration et son opacité restent les mêmes. En y regardant de près on distingue dans la partie interne des cellules une faible coloration par le neutralrot sans pouvoir, vu l'épaisseur, préciser les éléments auxquels elle appartient. Les globules de toute taille (*gl*), qui remplissent la cellule sont presque tous, bien qu'inégalement, d'une réfringence très considérable dont résulte l'opacité de l'ensemble et qui pourrait presque les faire prendre pour de la graisse, dont leurs réactions les distinguent nettement ; ce caractère est encore bien visible même après éclaircissement et coloration sur les coupes (fig. 40). Sur celles-ci, toute la cellule est absolument bourrée; les grains les plus externes, généralement plus gros, ont commencé par former un amas latéral au noyau qui est un peu excentrique dans la cellule ; puis ils contournent celui-ci, envahissent tout le reste, et il ne subsiste plus aucune distinction de régions. En même temps l'ordre dans lequel ils sont rangés devient quelconque. Si l'animal a jeûné après réplétion, si peu que ce soit, les très petits globules en formation dans la zone interne disparaissent et celle-ci paraît verdâtre et criblée de grains verts (fig. 40).

A ce moment la graisse a déjà commencé à apparaître dans les cellules (deux heures environ après le début, sur un animal débarrassé au préalable de la graisse larvaire). Son évolution doit être suivie *in toto*, car sur les coupes, malgré toutes les précautions, elle est toujours dissoute par le séjour prolongé dans le collodion, sinon par le chloroforme. Dans la partie tout à fait externe du protoplasma, la mince couche qui reste claire la dernière, apparaissent de très fines granulations brillantes qui grossissent peu à peu. Il peut être très difficile sur le vivant de les distinguer, vu la présence des globules que

nous venons d'étudier ; mais il suffit de faire arriver une goutte d'acide osmique pour les voir aussitôt ressortir par leur teinte gris jaunâtre et leur réfringence sur le fond des globules qui ne brunissent pas plus que le protoplasma ambiant et se distinguent beaucoup moins de lui qu'avant fixation. La potasse très diluée qui les dissout met aussi la graisse en évidence ; on peut la colorer facilement par le Soudan III en solution alcoolique, mais l'avantage n'est pas grand. Je n'ai pu la colorer *in vivo* par ce réactif, qui n'est pas dissous, ni par le bleu de quinoléine employé par CERTES (**1881**) pour les Infusoires. Au bout de deux ou trois jours de ce régime, on voit l'estomac couvert d'un semis régulier de gouttelettes de graisse de taille assez médiocre et pas très variables, uniformément réparties sur toute sa surface sans presque tenir compte des limites cellulaires (voir la fig. 60 *ol*). A ce stade on trouve sur coupes des vacuoles de taille variable creusées dans l'ectoplasme (tandis que les petits granules du début ne s'y retrouvent pas, le protoplasma paraissant homogène après leur dissolution).

Il est essentiel de remarquer dès à présent qu'il n'existe aucun intermédiaire entre les globules protoplasmiques et les gouttelettes graisseuses : certains des premiers ont bien une réfringence rappelant celle d'un corps gras, mais ce sont précisément les plus gros tandis que les premières gouttelettes apparues, toujours en dehors d'eux, sont toutes petites. Leurs réactions sont comme nous l'avons vu absolument différentes, et il n'y a jamais aucune hésitation, grâce à elles, sur un élément donné.

Isolons maintenant dans l'eau sans nourriture (1) l'animal que nous venons d'en gorger et suivons la série inverse des phénomènes qui vont se dérouler. Les changements visibles sur le vivant nécessitent plusieurs heures sur l'animal com-

(1) Il est nécessaire de ne pas replacer dans l'eau de source ordinaire un animal qui a passé plusieurs jours dans des solutions assez chargées de jus de fumier, car il y meurt en une heure ou deux évidemment par brusque hypotonie. Il faut le mettre dans un mélange d'eau et de jus à peu près stérile provenant des vieilles cultures, qu'on filtre avec soin ; d'ailleurs quelques Infusoires épars n'empêchent pas l'inanition de se produire.

plètement bourré. Au bout de 2 ou 3 heures seulement, on commence à voir l'estomac devenir moins opaque et prendre en même temps, toujours dans un même bain de neutralrot, une teinte rouge beaucoup plus accentuée ; cela répond à deux phénomènes visibles à un plus fort grossissement, diminution de la réfringence des globules et coloration variant du rose au rouge vif qu'ils reprennent pour la plupart, quelques-uns restant incolores et réfringents (fig. 55). Six heures environ après le début du jeûne, ils sont tous rouges, d'un aspect mat et gonflé qui fait songer dès l'abord à une hydratation. Souvent aussi la coloration d'un même grain est irrégulière, donnant lieu à un aspect d'auréole ou de croissant. Leur taille et leur nombre diminuent peu à peu, tandis qu'ils ont tendance à se localiser dans la région interne.

Les phénomènes suivis sur les coupes possèdent la même allure ; le premier est, comme nous l'avons dit, la disparition des petits grains internes dès que l'estomac est vide. Un phénomène important s'observe surtout avec la triple coloration à l'hématoxyline au fer : en même temps que la diminution de réfringence et de taille, la diminution de la basophilie de certains globules qui, d'abord noir d'encre, deviennent gris rose, puis franchement roses, ne prenant plus que l'éosine. Sur la fig. 28 (animal jeûnant depuis 2 heures) quelques-uns présentent ce caractère. On observe même des figures de décoloration, point noir au centre ou sur le côté d'un grain rose, qui ne prouvent pas une hétérogénéité de la substance du globule, vu qu'elles peuvent être simplement le fait de la différenciation comme l'a montré Fischer (**1899**), mais prouvent au moins une affinité moins grande que tout à l'heure pour le colorant. Sur la fig. 29, tous les globules restants sont roses. L'impression qui résulte de tous ces phénomènes est donc que les globules s'hydratent peu à peu tout en se dissolvant à la périphérie.

A ce moment commencent à apparaître des symptômes d'inanition dont le premier est, sur les animaux toujours dans le neutralrot, des mouchetures irrégulières d'un rouge violacé

qui se forment dans l'ectoplasme de la cellule stomacale, puis s'étendent aux glandes gastriques, à la couronne, au mastax, au vitellogène, aux glandes du pied, en un mot à tous les organes. Elles disparaissent, en même temps que les globules se reforment, par une nouvelle alimentation. Au bout de sept ou huit heures les globules sur lesquels nous venons de nous appesantir ont totalement disparu de l'estomac. Mais l'aspect offert par celui-ci est passablement variable. Il peut, mais par exception, apparaître entièrement vide et incolore ; le plus souvent on distingue dans sa partie interne une zone de petits grains colorés tantôt en rose, tantôt en rouge assez vif, qui peut atteindre une certaine épaisseur mais laisse toujours libre un ectoplasme où ne se trouvent que les mouchetures d'altération que nous avons décrites (fig. 57). En un mot, l'aspect est fort analogue à celui de l'estomac à la naissance, bien que ces grains soient plus développés. Chose importante, il arrive fréquemment que l'estomac, tout à fait incolore et à peine granuleux après la résorption des derniers globules, présente au bout de quinze à vingt heures de nouveau une couche assez épaisse de grains colorés (en l'absence de toute nourriture bien entendu) ; ils sont surtout abondants dans la partie supérieure, près du cardia. Il est donc impossible de les considérer comme les derniers des globules que nous avons vu disparaître. Sur les coupes on trouve qu'ils prennent uniquement le lichtgrün (fig. 41) et ont l'aspect et les réactions des grains que nous avons vus épars en petit nombre au milieu des globes basophiles dans les coupes précédentes. Enfin si on traite à ce moment l'animal par la potasse étendue, ils persistent tous ; sur un animal bien nourri on voit se dissoudre la grande masse des globules réfringents et persister quelques grains, qui sont évidemment les mêmes.

Il suffit d'un peu d'attention pour constater aussi que leur destinée est spéciale : les grains acidophiles sont rejetés en nature dans la lumière intestinale ; en raison de leur grande ténuité, il est difficile d'assister au passage comme pour les

grains de chlorophylle digérée dont nous allons parler tout à l'heure, mais on trouve dans le tube digestif d'un animal n'ayant rien eu à manger depuis longtemps, et qui était vide une heure avant, une pelote de poussière jaunâtre, d'aspect un peu colloïde, qui correspond à ces grains sortis des cellules (fig. 56 et 57) : ils gardent souvent un moment la teinte rouge que leur donnait le neutralrot dans celle-ci, puis la perdent rapidement une fois dans la lumière. Sur les coupes, la chose saute aux yeux : dans les préparations les mieux conservées, on trouve toujours dans la lumière des grains verts identiques à ceux des cellules, plus souvent réunis en un petit amas moulé par l'action du tourbillon ciliaire qu'on voit fixé en place (fig. 41 et 42, *ge*). Leur présence sur des animaux jeûnant depuis longtemps, empêche de les prendre pour des débris alimentaires dont ils n'ont d'ailleurs pas l'aspect. Enfin on trouve la même chose dans des estomacs encore bourrés de globules basophiles (fig. 28 et 40), ce qui prouve la continuité de la fonction bien qu'elle soit alors difficile à constater *in vivo*. Par un jeûne très prolongé, on n'arrive guère à débarrasser complètement la cellule de ces grains, car il survient auparavant des altérations : le protoplasma paraît homogène et coagulé, prend très fortement le lichtgrün et se creuse dans sa partie externe de nombreuses vacuoles qui correspondent aux mouchetures antérieures de la coloration vitale (fig. 42).

Parlons à présent de la résorption de la graisse, qui peut être aisément suivie sur le vivant. Celle-ci reste intacte jusqu'à la disparition complète des globules. Mais deux ou trois heures après, tandis que se déroulent les phénomènes dont nous venons de parler, on voit les gouttelettes de taille diverse et de forme régulière, d'abord éparses sur toute la face externe de la cellule (fig. 60), avoir tendance à se rapprocher et confluer vers le centre de cette surface. Là elles diminuent rapidement de taille et prennent une forme de plus en plus irrégulière en même temps qu'une teinte un peu jaunâtre et une réfringence tout à fait spéciale (fig. 61). Il finit par ne rester dans chaque cellule

qu'un seul amas, un peu excentrique par rapport au noyau, de contour peu régulier et qui à un fort grossissement se résout en un amas de très fines gouttelettes de forme mal définie (fig. 62). Celui-ci a totalement disparu lui-même au bout de cinq à six heures après le début des phénomènes. Je n'ai pu à aucun moment déceler dans la cellule la présence des acides gras par la réaction de Fischer (**1904**) (laque cuprique). A ce moment, et jusqu'à un état de dégénérescence avancé, la *restitutio ad integrum* est parfaitement possible et si on réalimente l'animal on voit, en même temps que se fait la réparation du protoplasma, réapparaître toutes les formations que nous avons décrites dans l'ordre et avec les caractères qu'elles prennent chez le jeune sortant de l'œuf.

Alimentons maintenant l'animal dont nous sommes partis, non plus avec des Infusoires incolores, mais avec des organismes chlorophylliens, des Euglènes par exemple, qui sont connues depuis longtemps comme la nourriture de choix de l'Hydatine, celle à laquelle on la trouve presque toujours associée dans la nature. De fait, on constate que l'ingestion et la réplétion de l'estomac se font bien plus rapidement que pour une autre nourriture ; à peine l'animal a-t-il été introduit au milieu d'elles qu'on voit déjà dans le tube digestif la purée verte provenant de la première qu'a précipitée le tourbillon ciliaire au fond du mastax qui la broie, et il ne faut pas cinq minutes pour qu'il en soit complètement bourré. Les phénomènes intrapariétaux se passent de même : l'apparition des premiers globules réfringents, leur croissance et leur multiplication sont à peine accélérés, leurs caractères de coloration par le neutralrot ne varient pas. Mais on observe un nouveau détail : l'imbibition par la chlorophylle de la paroi stomacale qui prend une teinte diffuse assez pâle, d'abord verte, mais virant rapidement au jaune. Elle semble se répandre à partir du cardia où la nourriture s'est localisée tout d'abord. Elle teinte à la fin le protoplasma et les globules réfringents dont certains sont un peu plus colorés que lui (fig. 58). A ce moment, l'aspect sur les

coupes est le même qu'au stade correspondant des expériences précédentes (fig. 39).

Si l'on veut suivre les phénomènes qui se passent ensuite, il est essentiel de soumettre immédiatement l'animal au jeûne ou à une alimentation très diluée, sans quoi l'opacité de la masse verte qui distend l'estomac, jointe à l'accumulation des globules réfringents dans sa paroi, cachent ce qui s'y passent. On voit alors en quelques heures, sur la teinte jaune générale apparaître quelques grains plus colorés en jaune ou en brun, de taille petite et de forme un peu anguleuse. Ils deviennent de plus en plus nombreux, tandis que la coloration générale abandonne l'ectoplasme (fig. 59). Au bout de 6 à 8 heures, tandis que les globules ordinaires ont disparu, on voit la lumière bordée par une couche plus ou moins régulière de grains brun foncé. En certains points, surtout dans la partie supérieure, ceux-ci sont plus gros et ont un aspect mûriforme : on distingue nettement que chacun est un amas de grains plus petits enfermés dans une vacuole, et l'on peut constater par une observation de quelque durée : 1° que cette vacuole s'ouvre et se vide dans la lumière intestinale, y déversant ses grains qui, sans garder leur groupement, s'agglutinent en une masse unique sous l'action des cils ; 2° que les grains épars dans la paroi confluent peu à peu en nouveaux grains composés qui sont expulsés de la même façon (fig. 60). Pourtant il est fréquent chez l'Hydatine de les voir tomber isolément dans la lumière, car ils l'affleurent presque et la moindre contraction suffit à les détacher. On voit d'autre part la confluence arriver à former de gros grains qui n'ont plus l'aspect composé. La boulette brune résultant de l'expulsion de ce qui imbibait les parois remplit peu à peu tout l'intestin et forme lors de son expulsion par petits paquets une traînée fort visible à l'extérieur où ils demeurent inaltérés. Que le même phénomène se passe dans les animaux continuellement alimentés où l'estomac est dilaté par une grande masse d'Euglènes, il est facile de s'en assurer : avec un peu d'attention on distingue les boulettes foncées dans les parois, et les fèces

renferment toujours, au milieu d'une purée verte formée par la nourriture inassimilée, les petits grains bruns anguleux tout à fait caractéristiques.

Il est fort étonnant que ces faits, si faciles à voir, n'aient encore jamais été décrits, d'autant qu'ils sont communs à tous les Rotifères nourris de chlorophylle ; les auteurs se sont bornés à signaler les inclusions brunes dans les parois. Quand tous les grains se sont détachés, ou du moins qu'il n'en reste plus que quelques gros prêts à tomber, il arrive souvent que la paroi présente encore une légère teinte jaune et qu'on voit alors se reformer une seconde génération de grains qui subissent la même évolution. La coloration vitale permet de constater qu'après ces grains, souvent en même temps qu'eux, existent dans l'estomac les petits grains colorables qui s'éliminent à la longue comme nous l'avons décrit ; elle n'intéresse guère les grains bruns eux-mêmes, semble pourtant se superposer à leur teinte propre. Sur coupes on constate de même qu'à côté desdits grains, qui prennent dans la triple coloration à la safranine une teinte brun violacé, et qu'on distingue aux différentes phases de leur évolution (fig. 43), existent en même temps les grains verts qui tombent indépendamment dans la lumière.

Il nous faut à présent passer de la description purement objective des faits, considérés dans l'ordre où on les observe, à leur interprétation, et nous demander quel est le rôle et la nature de chacun des éléments que nous venons de décrire. Cette interprétation que j'ai déjà préjugée dans mes deux notes (**1907**, *b* et *c*), il nous faut la justifier par une critique détaillée des faits. La première question qui vient à l'esprit est de savoir si les différentes espèces de grains que nous avons décelées sont autant d'éléments irréductibles, ou s'ils représentent des phases d'une même évolution. Nous la laisserons néanmoins pour la fin, car elle ne peut être discutée qu'après connaissance parfaite des caractères de chacun.

1° *Globules basophiles.* — La première idée qui vient en considérant une coupe isolée est que les globules basophiles *gl*

sont des « grains de ferment » comme on en connaît dans beaucoup de cellules glandulaires, dont ils ont l'aspect et certaines réactions (voir notamment PACAUT et VIGIER, **1906**). Mais leur évolution est précisément inverse de celle qu'on doit attendre d'une matière sécrétée dans le tube digestif pour remplir un rôle dans la digestion : absence complète pendant le jeûne, apparition et croissance *de dedans en dehors* par une alimentation abondante, disparition rapide par un nouveau jeûne. Tous ces caractères ne sauraient convenir qu'à une substance de réserve, et c'est en effet la nature que je leur ai attribuée en **1907***b*. L'observation des animaux dans des conditions naturelles, étendue même à d'autres types, confirme pleinement les résultats de l'expérience : les globules n'existent que chez des animaux très bien nourris. Ces réserves ne peuvent être que grasses, hydrocarbonées ou albuminoïdes. Des graisses, avec lesquelles pourrait les faire confondre leur forte réfringence dans certains cas, écartent l'absence de réduction de l'acide osmique, l'insolubilité dans l'alcool, l'éther, le xylol et le chloroforme ; d'ailleurs nous avons décrit près d'elles des inclusions graisseuses de caractères tout différents. Les hydrates de carbone, outre leur rareté dans le règne animal, ont contre eux des arguments assez faibles comme la colorabilité par les réactifs histologiques (ceux qu'ENRIQUES **1902** a cru déceler chez l'Aplysie ne prennent pas ceux-ci), dont il faut se contenter vu l'absence d'une réaction microchimique de l'azote.

Nous arrivons donc par élimination aux albuminoïdes, et le premier argument en leur faveur est que vis-à-vis de tous les réactifs chimiques les grains se comportent identiquement comme le protoplasma qui les entoure : même solubilité dans les alcalis, un peu moindre dans les acides, même réaction xanthoprotéïque, même coloration jaune peu accentuée par l'iode. Il nous reste à choisir dans ces albuminoïdes : nous pouvons immédiatement éliminer les peptones et protéoses qu'on s'attendrait à trouver comme premier produit d'absorption, mais qui, éminemment solubles, ne sauraient se trouver à l'état

figuré dans une cellule (1). Le même argument vaut d'ailleurs contre les albuminoïdes simples, qui sont solubles dans l'eau : l'animal écrasé dans l'eau distillée, les globules restent intacts pendant plusieurs jours à même la préparation, jusqu'à ce qu'ils soient la proie des bactéries, il en est de même dans la solution de chlorure de sodium à 2 %, ce qui élimine les globulines. Au contraire la solubilité très grande dans les alcalis, faible dans les acides, la réaction basophile aux colorants (bien que FISCHER nie toute importance à ce caractère), sont assez en faveur d'un corps de la classe des nucléo-albuminoïdes, très répandus d'ailleurs comme substance de réserve dans le règne animal, surtout dans les vitellus.

2° *Grains bruns.* — Au sujet de ceux-ci (*gb*), aucun doute n'est possible d'après l'évolution que nous avons indiquée sur leur nature et leur signification. Leur absence chez l'animal qui n'a pas absorbé d'algues colorées, leur présence constante dans le cas contraire, la disparition de la teinte de l'estomac au fur et à mesure de leur élimination, indiquent suffisamment qu'ils sont constitués par de la chlorophylle modifiée et rejetée comme inassimilable par l'organisme. Sa modification est rendue visible au moins par la teinte brune qu'elle a acquise ; or, ENRIQUES (**1902**) a bien montré, dans son étude sur la digestion de l'Aplysie, qu'un semblable brunissement s'observe toutes les fois que la chlorophylle est soumise à l'action d'un acide, entraînant une modification corrélative du spectre qu'il ne m'a malheureusement pas été possible de constater faute des moyens nécessaires. Nous devons donc en conclure, ce brunissement s'effectuant à l'intérieur même de la cellule, où la chlorophylle diffuse est d'abord verte, que le milieu interne de celle-ci est en certains points au moins *acide*, contrairement à ce qui est général pour le suc cellulaire. Nous en verrons tout à l'heure une autre preuve. Le phénomène d'une cellule

(1) On sait que MURLIN (**1902**), dans l'intestin des Isopodes a cru les déceler sous forme de petits grains donnant les réactions décrites par FISCHER (**1899**) ; mais ceux-ci n'existent qu'après action de l'alcool et de quelques autres précipitants, manquent sur le frais.

intestinale triant et rejetant, sous forme de grains figurés, une substance déterminée est par lui-même fort curieux ; on sait que beaucoup d'histologistes étaient dans ces dernières années arrivés à nier qu'une cellule pût rejeter des *egesta* solides (voir notamment Semichon 1906). Pourtant il est impossible de le mettre en doute, étant donné qu'il ne s'agit pas seulement des figures observées sur les coupes, d'une interprétation souvent douteuse et pouvant être arguées d'artefacts, mais bien de phénomènes qu'on peut voir se dérouler sur l'animal vivant avec toute la netteté désirable autant de fois qu'on en a envie.

Il est nécessaire d'insister à présent sur le fait que chez les Rotifères toute possibilité de digestion intra-cellulaire est et doit être exclue ; ni l'observation du vivant, ni les coupes ne m'ont jamais rien montré qui nécessitât cette interprétation ; il n'existe aucun amœboïsme des cellules et l'on ne voit jamais aucune parcelle figurée provenant de la nourriture à leur intérieur ; beaucoup, comme les grains amyloïdes colorables par l'iode de certains Infusoires, y seraient facilement reconnaissables. Evidemment, sur des coupes mal fixées, après l'anesthésie très prolongée que nécessitent souvent d'autres formes que l'Hydatine, on voit l'estomac et son contenu agglomérés en un seul magma où l'on ne distingue plus les cellules, mais leurs inclusions pêle-mêle avec la nourriture ; mais rien de semblable ne s'observe sur le vivant ni quand on prend les précautions nécessaires. Evidemment aussi les globules de réserves une fois imprégnés par la chlorophylle peuvent simuler des chloroleucites absorbés : c'est même à s'y méprendre au premier abord chez certains Brachions (*Br. urceolaris* Müller et *Br. sericus* Rousselet), où ils la fixent avec intensité et où sa teinte verte ne se modifie qu'à la longue ; mais il suffit de suivre leur évolution pour constater leur origine, d'autant plus qu'il n'y a pas du tout de globules verts intacts et de la même taille au même moment dans la lumière. Il est donc impossible que nos grains bruns soient les restes de semblables chloroleucites rejetés après avoir été partiellement digérés, ce qui ressortait d'ailleurs

suffisamment de ce que nous avons décrit. Enfin j'ai pu voir des colonies de *Pandorina* entières arriver dans l'estomac sans avoir été broyées par le mastax, et les cellules vertes être digérées et réduites à une masse amorphe à l'intérieur de la sphère gélatineuse intacte qui jouait le rôle des sacs de papier à l'aide desquels Jordan (**1907***b*) a récemment démontré la digestion extracellulaire chez les Actinies. Il n'y a pas en ce cas de brunissement de cette masse.

3° *Grains acidophiles.* — Etant bien constaté que l'estomac des Rotifères est capable de trier et rejeter une certaine substance, la chlorophylle, il était probable *a priori* qu'il jouissait de la même propriété à l'égard d'autres substances comprises dans toute alimentation, et l'on n'a plus aucun doute sur l'interprétation des grains acidophiles *ge* dont nous avons signalé l'évolution, beaucoup plus difficile à suivre car on ne peut les apercevoir sur le vivant que dans l'estomac vide et ils ne passent dans sa cavité que très lentement. Il faut beaucoup d'observations pour s'assurer du fait, mais il est hors de doute, et sur les coupes la présence constante de grains verts dans la lumière à tous les stades de la digestion, si bien conservées qu'elles soient, permet de s'assurer qu'il s'agit d'une fonction permanente et qui existe simultanément avec le rejet de la chlorophylle (fig. 43). On ne peut donc dire, comme je l'avais laissé entendre dans ma seconde note (**1907***c*), que les grains d'excrétion habituels se chargent de la chlorophylle quand elle leur est apportée (1), mais il est vrai de dire que la chlorophylle rend manifeste la fonction sur le vivant. Quant à la nature chimique de ces corps, il est impossible actuellement de s'en faire une idée : tout ce qu'on peut dire est que leur insolubilité, leur résistance à la plupart des réactifs, notamment à la potasse assez concentrée, prouvent qu'il ne s'agit pas de produits assez

(1) Du moins pas chez l'Hydatine; mais chez d'autres formes, par exemple les Rhizotes (*Melicerta*) on ne voit qu'une seule espèce de grains, jaunes sur le vivant et renfermant certes de la chlorophylle, mais moins concentrée semble-t-il, vert intense sur les coupes : il semble que dans notre animal d'expérience l'abondance de la chlorophylle due à la nature de la nourriture ait amené la différenciation des deux sortes de grains d'excrétion.

simples comme les uréides, bases xanthiques, acides amidés qui sont les produits de désassimilation habituels et que nous verrons exister en d'autres cas dans l'excrétion intestinale. Elles excluent également l'idée qu'il s'agirait de la sécrétion d'une substance utile à l'organisme, un ferment ou plutôt peut-être un mucus digestif.

Les tentatives que j'ai faites pour confirmer l'excrétion stomacale à l'aide des corps habituellement employés en injections physiologiques n'ont abouti qu'à des échecs, la plupart d'entr'eux ne pénétrant pas l'organisme quand on l'y place. Des Hydatines peuvent vivre plusieurs jours, plusieurs semaines même, dans des solutions assez concentrées de carminate d'ammoniaque et de carmin d'indigo, et s'y reproduire, sans prendre aucune coloration générale ou localisée. A la longue surviennent des dégénérescences, accompagnées parfois de vagues colorations stomacales avec le carminate, et les cultures périssent. Le saccharate de fer, l'iodgrün récemment employé par Cuénot (**1907**) chez le Poulpe, ne pénètrent pas; la vésuvine colore avec intensité, mais de façon diffuse. Quant au neutralrot, il va sans dire que, comme pour le sac rétrocérébral, il serait imprudent, bien qu'on l'ait fait quelquefois, de conclure d'une simple coloration vitale à une fonction excrétrice. Nous avons assez vu que les colorants vitaux sont fixés à un certain stade de leur évolution par certains éléments qui sont ou non rejetés suivant le cas.

Mais des résultats tout particulièrement intéressants ont été fournis par une autre substance : si on mêle à une culture du tournesol finement broyé, on ne tarde pas à voir dans l'estomac des animaux quelques-unes de ses parcelles anguleuses, de teinte bleu foncé. Or, au bout de peu de temps, on constate dans les cellules une coloration *rose*, limitée à leur partie interne, qui renferme comme nous l'avons vu les grains acidophiles à l'état de vacuité, et l'on ne tarde pas à constater que ces grains sont le support de la coloration, car ils tombent dans la lumière comme nous l'avons décrit et reprennent aussitôt dans celle-ci

une teinte *bleu pâle ;* le contraste entre la pelote intestinale et les grains intra-cellulaires est frappant. Il est donc avéré que le tournesol, comme la chlorophylle, peut être absorbé et rejeté par la cellule et qu'il subit comme elle dans celle-ci un virage qui témoigne d'une réaction *acide* (1), tandis que le suc gastrique est nettement *alcalin*. Enfin chez des animaux ayant vécu longtemps dans d'anciennes cultures au jus de fumier, dont le liquide avait acquis par la concentration de celui-ci une teinte brun foncé, j'ai vu parfois l'estomac se colorer en jaune pâle, puis former des boules d'excrétion beaucoup moins nettes qu'avec la chlorophylle mais bien reconnaissables à leur teinte jaune plus foncée. Il n'est d'ailleurs pas impossible que certains produits d'excrétion quittent aussi la cellule à l'état liquide : j'ai vu dans certains cas d'excrétion de la chlorophylle des vacuoles teintées en jaune ou en brun par celle-ci, en l'absence ou en la présence de grains figurés. Mais il s'agit d'animaux longuement inanitiés dans lesquels on observe toujours une forte tendance à la vacuolisation de tous les organes, et la chose ne saurait en tout cas infirmer le fait général et bien constaté de l'excrétion à l'état solide.

Nous revenons à présent à la question préliminaire que nous posions tout à l'heure : y a-t-il dans la cellule stomacale deux ou trois espèces de grains ou ne sont-ils que les termes successifs d'une même évolution. Tous les faits que nous avons exposés jusqu'ici militent en faveur de leur indépendance (2) ; il semblerait donc juste de maintenir, comme nous l'avons posée, la distinction physiologique et morphologique absolue des grains de réserve et d'excrétion. Au cours de sa résorption, le globule basophile diminue, comme nous l'avons vu, sa baso-

(1) Schulz 1886 a constaté chez des Brachions cette acidité de la cellule stomacale avec le Congo; j'ai déjà dit que je n'avais jamais vu ce colorant pénétrer vitalement dans les cellules.

(2) Différence des réactions histologiques et chimiques, surtout avec la potasse qui dissout instantanément le globule basophile et laisse les autres intacts ; présence constante des seconds dans la cellule, où les premiers n'apparaissent que chez l'animal bien nourri ; passage des seconds dans la lumière qui en renferme à peu près constamment, au lieu que les autres ne s'y rencontrent jamais sur des coupes bien fixées et collodionnées ; différence de fôrme, fréquence d'une vacuole autour des seconds, etc.

philie : dans la triple coloration à l'hématoxyline ferrique il devient gris rose, et reste donc distinct de l'acidophile vert. Il existe pourtant parfois une certaine ambiguité : dans des coupes faites tout à la fin de la résorption, on voit des grains de teinte incertaine, ou même partiellement verts et roses (fig. 29 et 43). Ces faits peuvent s'expliquer tout bonnement en admettant que le globule devient tout à fait acidophile à la fin de sa résorption, sans cesser d'être distinct. Mais il y a une autre interprétation plus suggestive : il est plausible que le globe de réserve quand il se forme renferme, outre les substances utilisables, un certain nombre d'impuretés qui ne le sont pas ; par la résorption des premières, les secondes arriveraient à se concentrer et finalement à fournir un grain d'excrétion, un grain vert, qui serait l'aboutissement ultime du globule. D'autre part, chez l'animal insuffisamment nourri, les premières étant utilisées au fur et à mesure, les secondes formeraient d'emblée le grain acidophile qui existe seul. Il est très probable en tout cas qu'il en est ainsi pour la chlorophylle, car on voit la coloration jaune des globules se concentrer dans certains à mesure qu'ils se résorbent pour aboutir finalement à un grain brun, et chez les Brachions dont nous parlions tout à l'heure, la chlorophylle est réellement fixée par les globules dont procèdent ensuite les grains bruns beaucoup plus petits ; la distinction physiologique des deux espèces reste complète, mais il existe un certain lien morphologique entr'elles. Pourtant le phénomène n'est certainement pas général : il doit y avoir une concentration autour de certains, formant centre d'attraction du matériel à excréter diffus, au lieu que chaque globule laisse un grain comme résidu.

Dans tout ce qui précède, nous n'avons eu en vue que le protoplasma et ses inclusions. Or s'il est une question à l'ordre du jour, c'est celle de la part prise par le noyau à la sécrétion et aux diverses fonctions de la cellule ; l'émission par lui d'éléments figurés, notamment, a déjà une vaste littérature, et il paraîtra tout naturel de se demander s'il n'existe point dans

l'estomac des Rotifères de phénomènes de ce genre. Une première question à trancher est celle du renouvellement et de la multiplication des cellules dans un épithélium doué de fonctions aussi nombreuses et aussi actives que celui qui constitue à lui seul la paroi stomacale. Je crois pouvoir affirmer formellement qu'il n'existe aucune régénération cellulaire et que, de la sortie de l'œuf à la mort, les noyaux se divisent peu ou pas. Du moins, n'ai-je jamais trouvé, ni sur le vivant ni sur les coupes, de figure de division directe ou indirecte régulière ni d'indice d'une division de la cellule. L'arrangement régulier de celles-ci est d'ailleurs peu compatible avec cette hypothèse. Ceci est contraire à ce qui se passe dans tous les épithéliums intestinaux, surtout d'Invertébrés, mais d'accord avec tout ce que nous avons vu et verrons de l'histophysiologie des Rotifères.

A présent se pose la question proprement dite du rôle du noyau. On peut d'abord, en conformité avec beaucoup de faits déjà connus, soupçonner les globules basophiles de prendre naissance aux dépens d'émissions également basophiles du noyau. Mais cette idée ne résiste pas à l'examen des faits : nous avons déjà vu qu'ils naissent loin de lui, immédiatement au contact de la lumière, avec leur réaction histochimique caractéristique. De plus, sur les coupes d'animaux abondamment nourris, on trouve toujours un noyau arrondi, à membrane nette, karyosome toujours bien régulier. Au contraire, quelques heures après le début du jeûne, quand la résorption des globules est commencée, il est fréquent de voir la membrane devenir moins distincte, sa forme plus irrégulière, et d'observer même nettement la fragmentation du karyosome (qui paraît souvent lobé ou incisé) et le passage de fragments dans le cytoplasma. Voir notamment la fig. 36 *n*, où l'on croirait presque assister à une division directe n'était l'inégalité manifeste des deux produits (qui n'est pas due à l'obliquité de la coupe, comme je m'en suis assuré par l'examen des voisines); voir aussi la fig. 41 où l'on constate de petits grains colorés

comme le karyosome au voisinage du noyau. Il est certain qu'on peut toujours arguer ces apparences d'artefacts ; un entraînement par le rasoir est néanmoins peu vraisemblable, vu le collodionnage et la position de ces émissions dans toutes les directions. Ces formations paraissent atteindre leur maximum au terme de la résorption, quand il ne reste plus que peu ou pas de globules (fig. 41). Mais dans l'estomac parfaitement vidé par un jeûne prolongé on ne les trouve plus guère (fig. 42), ce qui semble exclure l'hypothèse d'une altération par l'inanition. La seule en rapport avec les faits est que l'activité du noyau et l'émission de substances dans le protoplasma, qui semble à peu près prouvée, est en rapport non avec l'élaboration des réserves, mais avec leur digestion, voire avec l'excrétion.

Pour pouvoir donner un coup d'œil d'ensemble sur les phénomènes de l'assimilation chez l'Hydatine, il nous faut dire un mot à présent, bien que cela sorte un peu de notre cadre, des réserves emmagasinées en dehors du tube digestif. Elles sont de deux sortes : graisse et glycogène. La graisse, apparue d'abord dans l'estomac, gagne immédiatement l'œsophage et l'intestin où elle reste en général, surtout dans le premier, à l'état de fines gouttelettes. Le premier des organes qu'elle envahit en dehors du tube proprement dit semble être le vitellogène, qui n'en renferme pas à la naissance ; les glandes gastriques, les néphridies, ne viennent qu'après, les muscles et l'ectoderme en dernier, et ceux-ci n'en renferment jamais qu'une poussière très fine. Il est absolument exceptionnel de voir tous ces organes chez une Hydatine, même bien nourrie, bourré de grosses gouttelettes grasses, et il s'agit en ce cas plutôt d'une dégénérescence sous des causes diverses. L'abondance de la graisse dans tous les tissus est plutôt le fait des animaux pélagiques, auxquels elle sert de flotteur. Toute cette graisse se résorbe pendant l'inanition plus lentement que celle du tube digestif ; les glandes gastriques notamment en renferment encore quand celui-ci n'en a plus et celle du vitellogène n'est

pas disparue quand l'animal arrive à succomber à l'inanition. Elle noircit (parfois avec intensité, mais plutôt chez d'autres formes que l'Hydatine), par l'acide osmique, ce qui d'après Mulon (**1904**), indiquerait la présence d'acide oléique. Elle se colore aisément par le Soudan III et se dissout très facilement dans les divers dissolvants, ce qui, comme nous l'avons dit, rend à peu près impossible, même après fixation osmiée, de la retrouver sur les coupes. Il m'est pourtant arrivé qu'elle fût bien conservée sur certaines pièces (voir fig. 27, pl. III), mais il s'agissait d'un animal en dégénérescence sous l'action d'un parasite à forme levûre et on peut se demander si la nature chimique de la graisse est la même dans ce cas.

Le glycogène se comporte tout différemment. Si on traite par une solution assez concentrée d'iode ioduré un animal très abondamment nourri (non anesthésié, mais comprimé sous une lamelle pour empêcher la rétraction), on voit l'ensemble prendre la teinte jaunâtre habituelle aux albuminoïdes en pareil cas ; le tube digestif notamment ne la dépasse pas. Mais on aperçoit, dans les cellules de la couronne surtout, une teinte brun acajou un peu violacé extrêmement intense et très caractéristique. Les fibres musculaires de la cavité, au moins le corps cellulaire qui est adhérent à certaines d'entr'elles, les néphridies, la montrent aussi, généralement moins intense (1). Partout elle est au début tout à fait diffuse, non limitée aux vacuoles existantes ; mais si le corps est très abondant, il peut arriver qu'il y ait précipitation sous forme de blocs bruns d'aspect colloïde. Avec l'alcool iodé, j'ai vu une fois dans la couronne la teinte se concentrer peu à peu dans le fond de chaque cellule, comme si elle était refoulée par une pénétration progressive du réactif qui la précipite. On n'observe rien sur des animaux fixés par l'alcool et traités par l'alcool iodé, à moins de remettre de l'eau en l'absence de laquelle

(1) Semblable localisation du glycogène aux organes moteurs principalement — qui en renferment en grande quantité chez les Vertébrés — a été observée souvent. Voir notamment Busch (**1905**) pour les Nématodes.

la coloration ne se produit pas (Errera). Si on chauffe doucement la lame, la teinte pâlit et disparaît ; si on la laisse refroidir, elle reparaît aussitôt. Si maintenant on laisse la préparation dans l'eau, ou qu'on la monte dans la glycérine, peu à peu autour des endroits fortement colorés apparaît une auréole brune, en même temps que la teinte s'uniformise et pâlit : c'est la substance colorable qui se dissout et diffuse, et en quelques heures elle a disparu. L'ensemble de ces réactions permet d'affirmer la présence du glycogène ; je n'ai pu arriver à le colorer par la méthode de Fischer (**1905**), qui ne paraît d'ailleurs pas applicable à tous les cas.

Son évolution est à présent fort simple : il n'est décelable que chez des animaux très bien nourris, ceux qui le sont médiocrement ne donnent aucune coloration. Il apparaît chez le jeune qu'on alimente au bout d'une heure ou deux, en même temps à peu près que la graisse, d'abord dans la couronne où il semble toujours plus abondant. Dès que l'animal commence à souffrir ou à jeûner il disparaît complètement ; l'impossibilité de le déceler sans tuer le sujet m'a empêché de préciser davantage.

Quand il existe un œuf en voie de formation, il prend par l'iode une teinte brune très intense (qui n'existe pas dans le vitellogène), et permet de penser que le glycogène contribue aussi aux réserves de l'œuf.

Nous pouvons maintenant reprendre et résumer les données précédentes en les envisageant cette fois au point de vue purement physiologique, et nous proposer de retracer le cycle métabolique à partir de l'introduction des aliments dans le tube digestif de l'Hydatine. L'entreprise est un peu prématurée, l'étude en étant encore fort incomplète et d'ailleurs sur bien des points difficile à pousser plus loin pour le moment, mais nous pourrons en donner au moins une esquisse intéressante.

1° *Nature et ingestion des aliments.* — Ce qui empêche en grande partie une analyse complète de la digestion, c'est la difficulté, l'impossibilité même de nourrir des Hydatines avec

une substance quelconque, et surtout une substance inerte. Dans la nature elles ne se nourrissent que de Ciliés et de Flagellés, incolores ou verts. Contrairement à ce qu'ont dit NUSSBAUM (**1897**) et PUNNETT (**1905**), on peut très bien en employer d'autres que des Euglènes comme je l'ai fait habituellement (voir p. 73), mais il est exact qu'elles refusent les substances inertes et même, chose curieuse, les organismes immobiles ; NUSSBAUM a essayé en vain une purée de Phanérogames aquatiques ; j'ai tenté à bien des reprises des cultures avec de petites Palmellacées unicellulaires (*Chlorella*, *Raphidium*), qui, *a priori*, paraissent chimiquement peu différentes d'une Euglène. Les animaux en avalent quelques-unes, pourvu qu'on les maintienne en suspension, les broient même et la digestion commence ; mais jamais on n'observe la réplétion de l'estomac et la formation de réserves si rapides avec les Infusoires ; la paroi se teinte faiblement en jaune, quelques grains bruns à peine apparaissent ; l'Hydatine périclite et meurt en deux ou trois jours le plus souvent sans s'être reproduite. A plus forte raison avec une poudre inerte comme l'amidon. Pour faire bien avaler les grains de tournesol qui ont servi à une expérience précédente, il est utile d'y mêler un peu de la culture d'Infusoires.

Ceci nous ramène à la conclusion que nous avons énoncée dans l'étude physiologique du mastax : l'absorption de la nourriture n'est pas un phénomène purement automatique, l'animal n'avale pas toujours, même dans un milieu chargé de nourriture qui lui convient, il est capable d'un véritable choix comme de manœuvres variées et compliquées pour avaler une proie de taille plus grosse. Même chez les formes comme la Mélicerte ou la Callidine, qui ne se nourrissent que de fines particules amenées par les cils d'une façon à peu près continue, l'ingestion n'est pas purement automatique, ainsi que l'ont d'ailleurs très exactement noté les auteurs.

2° *Digestion intra-stomacale.* — Arrivés dans l'estomac, les aliments y subissent l'action du suc digestif, fourni suivant

toute probabilité par les glandes gastriques ; nous avons vu qu'aucune des inclusions de la paroi stomacale ne représente vraisemblablement un ferment, tandis que celles des glandes en ont bien les caractères. Il ne faut pas exclure néanmoins la possibilité de la sécrétion d'une diastase à l'état dissous, mais elle est actuellement impossible à prouver. La réaction y est franchement alcaline, ce qui peut faire supposer l'existence d'un ferment tryptique ; l'eau de brome, réactif des digestions de ce genre, ne m'a donné aucun résultat microchimiquement. En tout cas ce ferment doit être extrêmement actif, puisqu'un quart d'heure suffit, à température ordinaire, pour l'apparition des premières réserves albuminoïdes dans la paroi. Il est à remarquer que dans le cas d'une alimentation abondante, une très petite partie des proies ingérées est seule utilisée : le magma qui distend l'estomac, comme nous l'avons décrit, est composé d'une purée d'Infusoires broyés par le mastax avec quelques-uns qui ont échappé à son action ; sans cesse pressé par les nouvelles proies qui sont avalées il passe dans l'intestin et est expulsé par défécations successives, n'ayant évidemment perdu qu'une faible partie de ses composés assimilables : il arrive même que des Infusoires ayant traversé le mastax tout entier sont enrobés dans la masse dont la partie périphérique subit seule l'action du suc digestif, et ressortent vivants à l'extérieur. Au contraire quand la nourriture est rare la digestion est beaucoup plus complète. Mais il y a dans le premier cas un énorme gaspillage.

Quelle est l'action du suc sur les différentes sortes d'aliments ? En dehors des albuminoïdes, pour lesquels elle est évidente et rapide, elle est des plus incertaines, vu la difficulté d'expérimentation avec une nourriture pure et simple. Tout ce qu'on peut dire c'est que les inclusions amyloïdes colorables en bleu franc par l'iode que renferment certains Infusoires ressortent de l'anus absolument inaltérées dans leur aspect et leur colorabilité.

3° *Absorption et mise en réserve.* — On ne peut séparer ces

deux questions, car la première n'est perceptible que grâce à la seconde. Il n'est donc pas douteux — mais on ne peut rien dire de plus, — que les protéides ne pénètrent dans la cellule même et par un procédé sans doute plus compliqué qu'une simple dialyse, étant donné sa rapidité et les transformations qu'elles subissent aussitôt : immédiatement sous la surface libre elles sont reprécipitées sous forme de globes de réserve, qui témoignent d'une haute activité synthétique de la part de la cellule, puisque leurs réactions en font des molécules fort complexes, nucléo-protéides probablement. Ces globes qui grossissent peu à peu sont digestibles avec la plus grande rapidité dès que l'animal cesse d'être alimenté : ils subissent une série de transformations dans leur aspect et leurs réactions histologiques qui sont l'indice des changements liés à leur élaboration et leur digestion. Ils ne prennent les colorants vitaux que dans ces deux phases, fait sur l'interprétation duquel nous nous réservons de revenir. Pour compléter le cycle des albuminoïdes, il serait fort intéressant de savoir sous quelle forme soluble ils traversent la paroi de la cellule pour y pénétrer et pour en ressortir au profit du reste de l'organisme ; mais on ne peut faire que poser la question. En tout cas la mise en réserve n'est pas forcée : l'animal faiblement alimenté utilise au fur et à mesure les produits de sa digestion et vit fort bien avec peu ou pas de globules dans l'estomac.

Les deux autres catégories de réserve qui existent dans l'organisme du Rotifère sont d'une origine difficile à préciser, étant donné l'incertitude sur l'assimilation des graisses et hydrates de carbone. Il est à peu près hors de doute qu'ils puissent provenir des albuminoïdes ; les Infusoires avec lesquels j'ai fait toutes mes expériences ne renfermaient pas de graisse visible et les hydrates de carbone dissous — nous avons vu que les solides n'étaient pas digérés — ne pouvaient faire un énorme appoint. Il n'est pas plus contestable que, si la graisse provient d'absorption, elle n'est pas absorbée en nature puisqu'on ne la trouve que dans la partie externe des cellules.

Il se peut qu'elle puisse dériver des albuminoïdes mis en réserve (en tout cas, nous l'avons vu, pas par transformation directe d'un globule) : je crois avoir observé l'augmentation de la graisse chez des animaux après suppression de nourriture, tandis que les globules étaient résorbés. Mais elle peut aussi se former directement chez des animaux assez peu nourris pour n'avoir pas de réserves albuminoïdes. L'apparition simultanée, d'après mes expériences, de la graisse et du glycogène, suggère l'idée qu'ils pourraient provenir d'un dédoublement de la molécule albuminoïde et rappelle à l'esprit une équation posée jadis par Schutzenberger.

Parmi les produits solubles de la digestion qu'elle a pu absorber en vrac, la cellule stomacale fait un tri et tandis qu'elle transmet les uns à l'organisme directement ou après les avoir emmagasinés, elle rejette dans la lumière stomacale ceux sans doute qui sont inassimilables ou nuisibles. Le plus visible et le mieux défini est la chlorophylle, mais d'autres matières colorantes et des substances sans doute assez complexes dont il nous est impossible de préciser la nature viennent constituer les grains acidophiles. Ces substances pourraient sans doute être assimilées par d'autres organismes : la chlorophylle semble absorbée par beaucoup d'animaux ; connaître leur nature nous donnerait d'intéressants aperçus sur la chimie de l'assimilation, car ce tri n'est que l'image de celui qu'effectue pour elle-même chaque cellule d'un organisme afin de garder sa forme spécifique.

On peut se demander quel est le rôle des parties minces du tube digestif qui précèdent et suivent l'estomac. Au point de vue topographique, elles peuvent être toutes équivalentes devant l'absorption car elles communiquent largement entr'elles et le brassage des cils y mélange à peu près uniformément les solides et les liquides. La première idée qui vient à l'esprit est que l'estomac est sécréteur et glandulaire et que l'absorption s'effectue à travers les minces parois de l'intestin qui y paraissent admirablement appropriées : or, nous avons vu

au contraire que l'estomac est le siège, au moins pour les aliments azotés, d'une absorption extrêmement intense dont témoigne la mise en réserve L'intestin et même l'œsophage servent-ils à l'absorption des autres produits, voire des peptones qui ne feraient que les traverser? Il m'est difficile de le prouver, n'ayant pu constater nulle part l'absorption des substances usitées dans ce but, comme le saccharate de fer.

La recherche du glucose par le procédé de de Waele (d'après Mann, **1902**) n'a pas eu plus de succès. Mais tout indique que l'estomac a principalement le rôle absorbant : par exemple, l'apparition de la graisse sur lui avant son apparition sur l'intestin. Mon impression personnelle est que l'absorption n'est pas un phénomène purement physique et que son siège principal n'est pas l'endroit où il y a le moins de protoplasma actif, mais bien celui où il y en a le plus. Nous comparerons ultérieurement ces phénomènes aux faits connus chez d'autres Invertébrés.

Il n'est pas moins important de considérer ces phénomènes par rapport au reste de l'organisme, et une étude générale de la nutrition de l'Hydatine que je n'avais ni le temps ni les moyens d'entreprendre serait du plus grand intérêt pour aller rejoindre des questions en apparence toutes différentes. L'Hydatine est un animal d'une voracité incroyable puisqu'elle ingère, sinon digère, en quelques minutes une masse d'aliments supérieure certes à celle de son corps, continue dans des conditions favorables la même opération pendant les douze ou quinze jours que dure sa vie, et pond en même temps des œufs (7 ou 8 par jour; voir les chiffres donnés par Plate **1886***b* qui m'ont paru exacts) avec une activité non moins considérable. C'est dire que dans cet organisme tout est subordonné à l'état de la nutrition. Dès qu'elle diminue, la ponte s'arrête ; comme aucun organe autre que le tube digestif et l'appareil génital n'a une masse suffisante pour emmaganiser des réserves, aussitôt celles du premier absorbées le vitellogène régresse, s'atrophie, se réduit presqu'aux noyaux ; il

fonctionne lui aussi comme un véritable organe général de réserve pour l'organisme, car si celui-ci est réalimenté, il reprend son volume primitif et la ponte recommence. Si l'inanition continue, les autres organes diminuent aussi de volume, des altérations, vacuolisations surtout, apparaissent, l'animal se nourrit de sa propre substance — mais tous ces dégâts peuvent encore être enrayés.

On voit de quelle importance l'étude de la nutrition générale, poursuivie par l'expérimentation et la technique histophysiologique, serait pour le problème si controversé de la détermination du sexe. L'interdépendance de la nutrition et de la reproduction paraissent si étroites qu'on se demande jusqu'à quel point Punnett et Whitney ont eu raison de proclamer contre Nussbaum leur indépendance. Il serait pour cela nécessaire d'étudier dans des conditions bien comparables — là est la principale difficulté — la rapidité de la formation et de la consommation des réserves chez le jeune avant la maturité, la pondeuse d'œufs mâles, d'œufs femelles, d'œufs fécondés, et les changements concomitants de l'appareil génital. Un autre point de vue est fort intéressant : on rencontre des individus qui, dans les meilleures conditions de nutrition apparente, avalent peu et ne digèrent pas du tout, ne forment pas d'enclaves stomacales et périssent avec les symptômes de l'inanition. Ce sont ceux qui ont terminé leur période de vie et cessé de se reproduire. La perte du pouvoir d'assimilation ne serait-elle pas le premier phénomène de la sénescence et de la mort ? En tout cas l'Hydatine par sa facilité d'élevage, sa rapidité inouïe de propagation et sa prodigieuse sensibilité aux moindres changements de la nutrition mérite de devenir un réactif usuel, un véritable animal de laboratoire comme la Paramécie l'est déjà pour beaucoup de zoophysiologistes, qui nous fera sans doute avancer dans la connaissance de beaucoup de problèmes de physiologie générale.

Chapitre IX. — L'œsophage, l'estomac et l'intestin dans le genre *Euchlanis*.

° *Euchlanis dilatata* Ehrenberg.

Du mastax malléé *mx* naît dorsalement (fig. LV) un très court conduit entouré de trois renflements sessiles, le dorsal légèrement bilobé, qui correspondent au bourrelet protoplasmique que nous avons vu chez *Hydatina*. En effet, l'œsophage cilié lui fait suite immédiatement, si on peut appeler œsophage l'entonnoir brusquement dilaté qui le joint à l'estomac dont l'origine est marquée, presque dans le même plan, par les glandes gastriques *gg* et qui ne diffère de celui-ci, comme chez l'Hydatine, que par l'absence d'inclusions. Il forme la paroi supérieure du vaste sac que constitue cet estomac, très contractile mais le plus souvent dilaté sur le vivant aussi bien que sur les coupes et à parois très minces sans aucune cellule saillante, de sorte qu'il est difficile d'y compter celles-ci. Elles ne s'individualisent que quand elles sont remplies de grains bruns qui laissent libre l'extrême bord de chaque cellule; celles-ci apparaissent séparées par une bande incolore assez large et très régulière. Elles paraissent alors former 9 rangées verticales de 4 cellules chacune. L'intestin

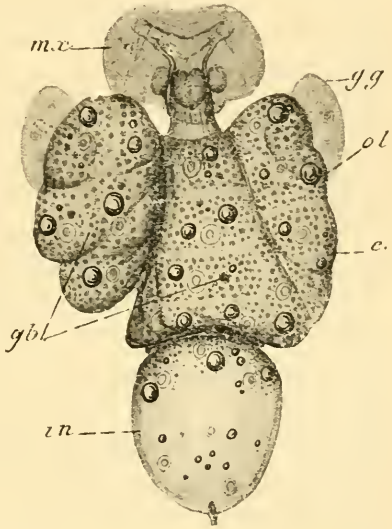


Fig. LV. Tube digestif d'*Euchlanis dilatata* Ehrbg. vue dorsale × 350 environ.

est fort différent de ce qui existe chez l'Hydatine par ce fait qu'il ne se continue jamais avec l'estomac en un seul sac bourré de nourriture, mais qu'il en est toujours séparé par une constriction très marquée. Tantôt il apparaît directement en dessous, tantôt, quand il est un peu gonflé, il se renfle en un ovoïde très régulier dont l'extrémité supérieure remonte un peu dorsalement à l'estomac, le pylore et son sphincter devenant ventraux ; on y distingue un bol fécal arrondi tournant rapidement dans le plan frontal sous l'action de cils très actifs qui le maintiennent à une certaine distance des parois. C'est là la structure qu'Ehrenberg avait appelée *gastérodèle*, caractérisée par un intestin toujours bien séparé de l'estomac et le plus souvent vésiculeux. Mais même dans ce cas la limite anatomique du sphincter ne correspond pas à la limite histologique que marque la cessation des inclusions colorées : celles-ci forment encore une mince bande sur la partie supérieure de la vésicule intestinale (fig. LV).

Le revêtement ciliaire très actif partout, plus fort et plus long dans l'intestin, qui double entièrement ce tube digestif, ne se distingue en rien de celui de l'Hydatine. A l'entrée de l'œsophage bat une flamme vibratile que les coupes (fig. 72, pl. VI) montrent très nettement se composer d'une partie dorsale et d'une partie ventrale, à cils très longs s'insérant sur une ligne noire fort accusée qui se coude à la sortie du court canal né du mastax, ligne qui n'existe pas sous les cils moins différenciés du reste et représente sans doute une rangée de corpuscules basilaires coalescents. J'ai vu une fois les cils de l'intestin se colorer *sur le vivant* par le lichtgrün. Chaque cellule renferme en plus du noyau une seule grosse gouttelette de graisse (*ol*), parfois chez des animaux très nourris elle est flanquée d'autres plus petites, mais il y en a toujours une principale (Hudson, **1872**, signale leur disposition en quinconces). Cette répartition est très différente de ce qui existe chez l'Hydatine ; de plus, cette graisse a en général une teinte jaune très accentuée. Elle se trouve aussi dans les parois, très minces

et sans limites cellulaires visibles *in toto* de l'intestin : elle affecte dans la partie supérieure où sont les inclusions la même disposition par grosses gouttes auprès de chaque noyau, tandis que dans la partie inférieure les gouttes sont beaucoup plus petites et moins régulièrement disposées.

En dehors de la graisse, les inclusions principales sont les grains d'excrétion chlorophylliens, pour l'observation desquels l'*E. dilatata* est un objet de choix. L'animal semble se nourrir principalement de petites algues fixes ou mobiles, surtout de Diatomées. Comme il est difficile de l'alimenter artificiellement, je n'ai pu suivre le processus d'un bout à l'autre, mais il est aisé de le reconstituer, tous les stades se rencontrant dans la nature et se succédant en quelques heures de chambre humide. A l'imprégnation diffuse par la chlorophylle jaunie coexiste toujours dans la nature, où l'estomac ne s'est pas vidé préalablement, un stade où la cellule à parois minces est remplie de petits grains bruns assez irréguliers concentrés surtout sur sa face interne. Mais très rapidement ces grains montrent tendance à se disposer le long de celle-ci en une seule couche, et nous avons l'aspect très caractéristique de la cellule vue de face remplie de grains bruns de dimensions assez uniformes et rangés avec une régularité parfaite, qui ne s'observait guère chez l'Hydatine (fig. 55 et 63, pl.V *gb*). Sur la coupe optique, on voit cette rangée interne de gros grains, et d'autres plus petits épars dans le protoplasma externe. A un fort grossissement, les premiers apparaissent comme composés et mûriformes, résultant de l'agglutination des seconds. Mais il arrive souvent qu'ils perdent leur individualité et que le grain, d'origine manifestement multiple, se montre homogène et bien arrondi. Poursuivant leur agglutination, ils se groupent dans chaque cellule autour de plusieurs centres en boulettes brunes, entourées d'une aréole claire et tranchant ainsi sur le semis régulier du fond; elles aussi, surtout sur les coupes, peuvent fusionner leurs grains et apparaître comme une masse homogène dont l'origine est pour-

tant nette (fig. 44, pl. IV). Enfin, elles sont rejetées dans la lumière de l'estomac et passent dans l'intestin où elles forment le bol fécal déjà signalé.

Si l'on soumet l'animal vivant à la coloration par le neutralrot, on voit les grains bruns des cellules prendre, surtout dans la partie inférieure qui appartient anatomiquement à l'intestin, une légère teinte rougeâtre qui se superpose à leur coloration propre et qu'ils perdent dans la lumière. Ils semblent d'abord se colorer seuls ; pourtant, surtout quand ils sont déjà en voie d'élimination, on voit entr'eux un pointillé de très petits grains rouges qui persistent quand ils ont disparu et sont destinés à être eux-mêmes rejetés par toute la surface de l'estomac : ce sont les grains d'excrétion indépendants de la chlorophylle, prenant le lichtgrün sur les coupes, qui semblent, comme je l'ai dit, exister surtout chez les animaux dont les grains bruns sont partiellement éliminés, comme si les substances à rejeter se portaient sur ceux-ci tant qu'ils existent. Quant aux globules de réserve, réfringents et basophiles, ils sont fort rares dans l'estomac de l'Euchlanis, sans doute parce que celui-ci renferme rarement à la fois une grande masse de nourriture ; j'ai pourtant constaté leur présence très nettement sur certaines coupes (fig. 44). J'ai lieu de penser, comme pour l'Hydatine, que les grains bruns souvent très gros et gonflés au début de leur formation représentent un complexe de matériaux de réserve, qui sont résorbés, et de matériaux d'excrétion qui constituent le grain définitif devant être expulsé.

La musculature du tube digestif d'*E. dilatata* est fort intéressante à étudier, et se prête mieux que celle de l'Hydatine à une étude approfondie qui éclaircit par contre-coup celle-ci. Par l'étude du vivant, on voit se faire entre les cellules, qu'elles font saillir en bourrelet, des constrictions transversales dont la seule marquée et permanente constitue le sphincter. Longitudinalement prédominent deux grandes directions de contraction qui, de l'insertion de l'œsophage, se portent oblique-

ment en bas et en dehors ; elles raccourcissent alternativement les deux moitiés de l'estomac, lui donnant un aspect trilobé caractéristique (fig. LV) et lui communiquant une sorte de mouvement d'oscillation (HUDSON, **1872**, semble les avoir aperçues).

Sur une série de coupes transversales faites sur un estomac non trop dilaté, ce qui malheureusement est rare, et colorées à l'hématoxyline ferrique, on voit à l'extrémité supérieure une partie centrale arrondie, percée d'une fente transversale, qui n'est autre chose que l'œsophage un peu invaginé dans le reste. Autour de lui, 6 cellules sont groupées en une figure trifoliée, deux groupes de 2 étant ventraux ; entre les lobes on aperçoit un petit îlot criblé de ponctuations noires qui apparaît immédiatement comme un champ musculaire, et qui renferme un peu plus bas (fig. 71, pl. VI, n_1), un noyau semblable à celui des autres cellules quoiqu'un peu plus petit. Il n'existe pas une membrane nette entre les cellules digestives et ces cellules qu'on peut, dès à présent, qualifier de musculaires (*cm*) : celles-ci s'étalent latéralement sur celles-là de façon à leur constituer une enveloppe contractile, où une ébauche de fibrilles et de striation simple fort nette est visible en certains points (fig. 71 *fm*) par la régularisation des particules sidérophiles ; le renforcement à certains niveaux de cette enveloppe, qu'on constate bien sur les coupes, joint à cette régularisation de la striation, constitue les muscles annulaires.

L'importance de cette formation diminue rapidement vers le bas ; au niveau du sphincter la musculature pénètre dans le protoplasma même des cellules digestives, qui avancent dans la cavité, et l'on y distingue encore des fibrilles. Chacune des trois cellules que nous avons vues, se prolonge verticalement (voir fig. 72) en un faisceau longitudinal qui n'est, lui aussi, qu'un renforcement de l'écorce générale ; le ventral se perd assez rapidement, les dorsaux se continuent, se portant en dehors et diminuant d'épaisseur à mesure qu'ils descendent : ce sont les deux muscles obliques que nous avons reconnus sur

le vivant. Ils contournent l'estomac dans sa partie inférieure et semblent venir se réunir au niveau du sphincter ou un peu plus bas en une masse qui fait saillie sur l'intestin. La disposition au niveau de l'intestin est la continuation de la même écorce contractile moins développée.

En aucun point au-dessous de l'origine de l'estomac je n'ai pu trouver avec certitude des noyaux externes appartenant en propre à la musculature, qui semble faire corps avec les cellules digestives, et je ne saurais dire si toute l'écorce contractile jusque dans l'intestin dépend de ces trois cellules musculaires supérieures, ou a été différenciée sur place par lesdites cellules digestives. En tout cas, il me paraît à peu près sûr, jusqu'à preuve embryologique, que les cellules musculaires sont les sœurs des cellules digestives différenciées dans un sens spécial et non point une musculature d'origine mésenchymateuse surajoutée ; leur union intime avec les autres plaide dans ce sens ainsi que leur disposition : un peu en dessous de chacune lui fait suite une file verticale de cellules digestives, qui s'ajoute aux 6 déjà existantes et dont elle semble n'être que le terme supérieur. Du reste, cette disposition nous permet d'interpréter celle de l'Hydatine : il est évident que les cellules sans inclusions superposées aux autres sont les cellules musculaires dont dépendent les fibrilles, plus individualisées que dans *Euchlanis* où elles s'isolent à peine d'une enveloppe contractile générale.

Des glandes gastriques il n'y a qu'un mot à dire : elles sont assez petites, elliptiques, et très nettement bilobées, presque divisées en deux dans un plan frontal comme le montre une vue de profil , ce qui est dû à la compression d'un muscle rétracteur de la couronne ; l'ébauche de cette disposition existe chez l'Hydatine. Leur canal interne est assez long et mince, un peu incurvé, bordé d'une couche mince de petits grains de sécrétion. Les réactions histologiques en sont les mêmes. Elles semblent avoir toujours 6 noyaux comme dans l'Hydatine.

2° *Euchlanis deflexa* Gosse et *E. piriformis* Gosse.

La description de ces deux espèces, qui ne sont peut-être que deux variétés de la même, et dont nous avons déjà étudié le mastax, concorde sensiblement. La disposition générale est tout à fait la même que chez *E. dilatata* avec une tendance encore plus forte à se dilater en deux vésicules superposées où l'on n'aperçoit sur le vivant aucune limite cellulaire, aucun plissement constant. En effet l'estomac surtout est beaucoup moins contractile ; on distingue encore les deux directions obliques de plus grande contractilité, mais elles tranchent à peine au milieu des autres plis tout à fait superficiels et irréguliers. Les gouttelettes de graisse sont disposées avec une régularité parfaite : l'alignement des grosses permet de reconnaître celui des cellules aussi bien que l'alignement des noyaux, qui leur sont presque toujours accolés. Il y en a également 4 par rangée verticale. Aux deux extrémités, les gouttelettes ont tendance à se multiplier en se rapetissant et sur l'intestin elles sont beaucoup plus petites, moins nombreuses et éparses. D'ailleurs il y en a sur l'estomac de plus petites accolées aux principales, parfois vacuolisées et sans doute en voie de digestion.

En dehors de cette graisse, il n'existe presqu'aucune inclusion visible sans la coloration vitale, qui met en évidence le fin piqueté rouge des grains d'excrétion habituels ; je les ai vus passer dans la lumière où ils deviennent légèrement jaunâtres. Chose très curieuse, bien qu'on voie souvent le tube digestif de ces formes rempli d'une masse verte formée d'algues ingérées, broyées et digérées, il ne s'y forme jamais de grains bruns si abondants dans *Hydatina*, *E. dilatata* et presque tous les Rotifères nourris d'aliments chlorophylliens ; tout au plus voit-on rarement une légère teinte jaunâtre qui à un fort grossissement apparaît localisée dans quelques grains et boulettes inégaux, rudiment de la fonction si développée ailleurs. Ceci nous ramène à une question des plus curieuses, effleurée

à propos de l'Hydatine, celle de l'assimilation spécifique, et de fait les figures de digestion de la chlorophylle qu'on trouve chez *E. piriformis* rappellent beaucoup celles qu'on voit dans une Hydatine alimentée avec des cellules d'algues immobiles qu'elle avale et broie, mais n'assimile pas. Il y a-t-il dans l'Euchlanis une simple différence dans la perméabilité de la surface interne, qui laisserait mal la chlorophylle pénétrer dans les cellules, où quelque chose de plus compliqué, c'est ce que je n'essaierai pas de décider. Peu ou pas de globules basophiles.

Les glandes gastriques sont de grande taille, avec un gros amas de grains de sécrétion mal délimité, qui s'éparpille dans presque tout le protoplasma ; on arrive difficilement à voir entr'eux un canal très réduit. Elles renferment chacune 8 ou 9 noyaux.

Les coupes nous montrent des faits très curieux. D'abord au point de vue des cils qui, simples dans l'estomac, ont dans l'intestin, où ils sont plus longs et plus forts comme d'habitude une disposition fasciculée caractéristique (fig. 30, pl. III) : ils sont disposés en pinceaux partant de points communs assez rapprochés, à partir desquels ils divergent et se confondent en une seule nappe ; ce ne sont donc pas des cils composés ou membranelles comme dans la couronne, puisqu'ils sont distincts sur toute leur longueur. Cette disposition, qu'on retrouve sur le vivant avec un peu d'attention, est des plus caractéristiques. Ils se colorent avec intensité par le lichtgrün, mais le tubercule sur lequel s'insère chaque pinceau est plutôt basophile (*cb*) et semble formé de bulbes ou de grains basilaires, qui manquent en général dans les cils stomacaux, confluents. Encore plus inattendue est la disposition de la musculature. Chaque cellule apparaît (fig. 73 et 74, pl. IV) comme entièrement entourée d'une enveloppe un peu plus claire où sont alignés de petits éléments sidérophiles. Au niveau du sphincter ils pénètrent la cellule et s'y répandent en tous sens. Pas de cellule sous-jacente et sans inclusions digestives comme dans les

formes précédentes, mais on constate que chacune est en coupe un peu fusiforme et chevauche sur ses voisines par une sorte de semelle effilée. L'aspect est donc tout à fait celui de certaines fibres peu différenciées d'Invertébrés, courtes, avec un protoplasma abondant et une seule rangée de fibrilles à la périphérie. Mais les coupes tangentielles aussi bien que l'examen *in toto* ne montrent sur les surfaces de la cellule qu'une ponctuation uniforme et sans alignement net. A certains endroits pourtant, à la limite externe de deux cellules, on aperçoit non sans peine sur les coupes des fibrilles disposées comme chez l'Hydatine (*fm*). Elles semblent bien constituées par l'alignement, sinon par la coalescence, des grains. C'est fort net en particulier dans la fig. 74 sur celle, la plus puissante évidemment, qui constitue à elle seule le sphincter gastro-intestinal (*sp*).

Avons-nous bien dans l'enveloppe ponctuée de chaque cellule une différenciation contractile ? Une semblable enveloppe complète autour d'une cellule épithéliale dont elle double même le plateau paraît bien étrange. Je n'ai pu malheureusement consacrer à cette question un temps suffisant, varier les techniques, etc., pour en apporter la démonstration, mais je suis à peu près convaincu de cette nature musculaire : la présence d'un ectoplasme contractile différencié sous la surface libre d'une cellule intestinale n'est au fond pas plus extraordinaire qu'à sa base, comme chez les Cœlentérés ; il n'y a pas de raison pour que l'une empêche les substances dissoutes d'entrer dans la cellule plus que l'autre d'en sortir, et nous verrons tout à l'heure chez la Callidine qu'il peut exister une musculature incontestable sous le plateau. De plus l'analogie est tout à fait frappante sur les coupes avec l'enveloppe musculaire externe de l'estomac chez *E. dilatata* : il n'y a qu'une différenciation moins grande, se traduisant par son uniforme répartition et l'absence de cellules spécialisées pour la commander ; dans l'un et l'autre cas, des fibrilles striées incontestables paraissent en continuité avec le plasma irrégulièrement ponctué et il existe chez *E. dilatata* tous les intermédiaires entre les deux.

Chapitre X. — L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez *Notommata* (*Copeus*) *copeus* Ehrenberg et *N. pseudocerberus* de Beauchamp.

Nous venons de rencontrer chez *Euchlanis* la réduction très grande de l'œsophage jointe à la séparation nette de l'estomac et de l'intestin. *Notommata copeus*, décrit par Leydig (**1854**), d'une façon très exacte et complète, nous offre les caractères précisément inverses. D'abord l'œsophage (*œc*, fig. LVI), né très haut du mastax comme nous l'avons vu, est très particulier ; il est fort long (à peu près la longueur de l'estomac), mais très mince, tubulaire et strié longitudinalement. C'est un conduit aplati dans lequel, à l'état de repos, on ne distingue sur le vivant qu'une paroi à double contour très net et très régulier avec un seul épaississement au niveau du quart inférieur formant deux petites saillies qui proéminent dans la lumière et renferment chacune un noyau (il n'y en a pas dans le reste). Les coupes ne montrent pas beaucoup plus de détails : il apparaît comme formé uniquement d'un tube cuticulaire à section rectangulaire, aplati dorso-ventralement, dont la paroi très mince et dépourvue de toute espèce de cils prend le lichtgrün. Cette cuticule est continue avec celle du mastax et des mâchoires comme l'a déjà vu Leydig. Elle est recouverte d'une couche encore plus mince et difficile à voir de protoplasma, et à chaque angle se trouve un point noir qui est la coupe d'une fibrille musculaire longitudinale.

L'ensemble est d'une contractilité très grande, s'exprimant par de véritables mouvements péristaltiques, des plis transversaux ou obliques qui descendent rapidement le long du tube en se poursuivant les uns les autres. Il peut être complètement et irrégulièrement plissé, en même temps que raccourci, mais le plus souvent on ne voit que quelques-uns de ces plis qui se forment et se déplacent sans altérer la rectitude du reste. Ils remplacent très efficacement pour faire cheminer les ali-

ments la ciliation absente et sont évidemment effectués par des contractions localisées des quatre fibrilles longitudinales, en l'absence de toute musculature circulaire.

L'estomac (*e*) dans lequel vient se jeter cet œsophage en s'évasant à peine s'étudie mal sur les coupes, car l'anesthésie très prolongée nécessaire pour avoir un étalement passable met ses cellules en bouillie. Il se présente le plus souvent comme un sac très dilaté ne faisant qu'un avec l'intestin, dont il est difficile de le distinguer au premier abord. En effet, il n'y a pas de sphincter véritable à leur jonction et les inclusions dont la présence caractérise l'estomac sont fort peu abondantes dans ses parois. Celles-ci sont ordinairement très minces dans toute l'étendue du sac, à peine un peu plus dans la partie inférieure, tenant presque la moitié, qui représente l'intestin proprement dit (*i*). Il est impossible de voir dans l'un ou dans l'autre des limites cellulaires à l'état vivant ; en se contractant il se chiffonne irrégulièrement au lieu de faire saillir les cellules. Celles-ci ne sont décelées, en dehors des coupes, que par les noyaux *n* qui permettent d'en compter 8 rangées longitudinales dont chacune en renferme 4 ou 5.

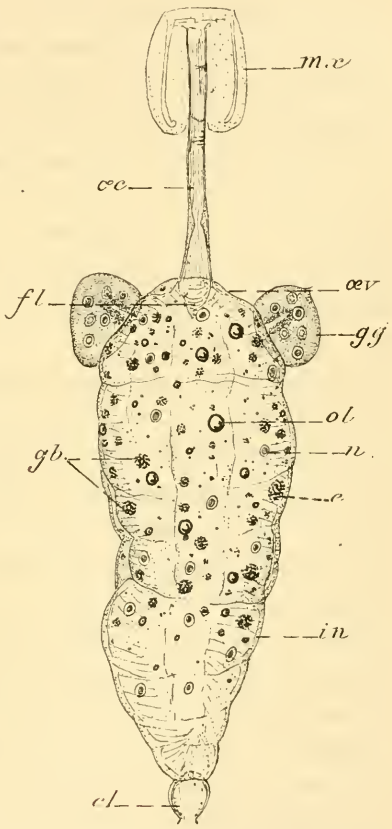


FIG. LVI. Tube digestif de *Notommata* (*Copeus*) *copeus* Ehrbg., vue dorsale × 180 environ.

En plus des noyaux, le protoplasma ne contient que des gouttelettes de graisse de taille variable, mais souvent fort grande (*ol*), assez régulièrement éparses et qui sont moins abondantes dans l'intestin, avec des amas de grains bruns inégaux (*gb*), en général tout à fait arrondis, parfois assez abondants, qui se vident dans la lumière de façon absolument normale. Rarement des globes de réserve incolores et basophiles. Ces dernières inclusions, qui manquent bien entendu dans l'intestin, manquent aussi dans la partie supérieure très courte comprise entre l'abouchement de l'œsophage et les glandes gastriques : c'est là le véritable œsophage cilié (*œv*) homologue de celui de l'Hydatine et de l'Euchlanis, le long tube cuticulaire que nous avons décrit correspondant en réalité au court boyau, non cilié et portant des renflements nucléés, qui prolonge le mastax chez ces formes.

Les cils, très courts dans l'estomac, sont un peu plus longs dans l'intestin, surtout dans sa partie terminale séparée par un repli cuticulaire et qui a tendance à s'individualiser ; elle se continue par un orifice ventral dans une dernière partie également ciliée, mais contractile et arrondie (*cl*) : c'est la vessie qui n'est, comme je l'ai indiqué le premier (**1907***e*) dans les deux espèces, que le cloaque ou même la dernière partie de l'intestin. Je n'insiste pas sur cette question qui relève de l'étude de l'appareil excréteur. Enfin à l'orifice de l'œsophage bat une flamme vibratile très active (*fl*), en forme de triangle à pointe arrondie et constituée comme chez l'Euchlanis, avec une rangée de grains basilaires.

La musculature est fort peu développée ; le mode de contraction permet de conclure comme chez l'Hydatine à l'existence d'un réseau de fibres transversales et longitudinales, à mailles carrées, aussi nombreuses que les cellules mais ne coïncidant pas exactement avec celles-ci : en effet, malgré la difficulté d'obtenir de bonnes coupes, j'ai reconnu sur une préparation de minces fibres longitudinales isolées ou groupées par 2 ou 3 sur une cellule, et non sur un espace intercellulaire.

Les fibres circulaires sont indiquées par les contractions qui se font sur le vivant et ne sont très marquées et très fréquentes que vers le milieu du sac, un peu au-dessus de la limite histologique de l'estomac : deux fibres par leur resserrement y forment une sorte de bourrelet saillant, ébauche de sphincter encore moins développée que chez l'Hydatine. Quant aux glandes gastriques (*gg*) elles sont relativement petites, de forme hémisphérique, étroitement accolées à la paroi sans aucun pédoncule ni rétrécissement. Elles renferment en général 6 noyaux disposés en cercle autour de l'amas des grains de sécrétion qui ne sont pas très gros.

La nourriture de *Notommata copeus*, qui consiste comme nous l'avons dit en petites algues et détritus, n'est jamais très abondante dans la vaste cavité digestive qui paraît à peu près vide ; d'où le manque de grains de réserve. Une question intéressante est celle de la teinte jaune qu'ont d'habitude chez l'adulte le liquide cavitaire et tous les organes. Elle est surtout marquée chez les individus qui vivent dans le fond, entourés de la gaîne que nous avons étudiée et qui participe également à cette coloration, n'existe pas chez le jeune, est rare chez ceux qu'on trouve nageant dans les cristallisoirs et qui paraissent peu nourris. Il est très vraisemblable qu'elle est due à la chlorophylle digérée qui aurait diffusé des parois intestinales, ce qui ne se produit pas chez l'Hydatine. D'ailleurs semblable phénomène est fréquent chez les Rotifères, bien qu'inconstant dans une même espèce. J'ai essayé de constater si, une fois l'estomac vidé des boules d'excrétion qu'il renferme, il ne pouvait pas en reformer d'autres aux dépens de ladite chlorophylle dissoute, ce qui aurait démontré son rôle dans l'excrétion générale. L'expérience, non répétée d'ailleurs, a été négative ; il est probable du reste que la chlorophylle ainsi diluée serait expulsée par petits grains et non par grosses boules. Mais la teinte jaune n'a point franchement diminué pendant plusieurs jours de jeûne.

Le tube digestif de *Notommata pseudocerberus* est tout sem-

blable au précédent, quoiqu'habituellement moins dilaté et sans doute plus musculaire. Il frappe l'œil chez l'adulte par sa coloration noir foncé due à de très petits grains sombres et réfringents rangés régulièrement dans les cellules. Ils proviennent, comme je l'ai déjà dit (**1907***e*) des Stentors dont se nourrit l'animal et représentent par leurs réactions histologiques des grains de réserve chargés du pigment qui sera sans doute ensuite rejeté. Ils n'existent pas, non plus que la coloration jaune du liquide cavitaire, constante chez l'adulte, dans le jeune. Les glandes gastriques sont tout à fait semblables comme le montre la fig. 75, pl.V, où il saute aux yeux qu'elles sont à peine distinctes de l'estomac et représentent une cellule différenciée de sa paroi. Mais elles sont remarquables par le volume de leurs grains de sécrétion arrondis, fortement basophiles, sur la coupe entourés d'une aréole due sans doute à leur contraction par les réactifs, sur le vivant presque toujours colorés en jaune brun, teinte qui est tout à fait exceptionnelle chez les Rotifères et qui n'a rien à voir avec la teinte jaune générale de l'adulte, puisqu'elle existe chez le jeune, tout à fait incolore en dehors d'elle.

Chapitre XI. — **L'estomac d'***Eosphora aurita* **(Ehrenberg) et la présence de zoochlorelles chez les Rotifères.**

Au point de vue anatomique, le tube digestif d'*E. aurita* qui commence par un mastax forcipé est très analogue au type précédent : long œsophage cuticularisé, intestin très court, incolore et peu distinct de l'estomac. Ce qui frappe au premier abord, c'est le grand développement et la couleur verte intense de celui-ci. La plupart des animaux apparaissent entièrement colorés en vert, sauf les deux extrémités, car l'estomac, non content de remplir toute la largeur du corps, envoie en haut deux culs-de-sac qui remontent dans la tête de part et d'autre du mastax, en arrière deux autres latéralement à l'intestin

et à la vessie. Il semble d'abord qu'il y ait simplement distension par des proies chlorophylliennes, comme cela se voit souvent chez l'Hydatine ; un examen plus approfondi montre que la paroi même est colorée, étant bourrée de corpuscules plus ou moins ovoïdes d'une belle teinte verte en même temps qu'imprégnée de leur matière colorante diffuse. On reconnaît ces corpuscules aisément pour des algues unicellulaires ; je n'ai pas eu malheureusement le loisir d'approfondir leur étude cytologique. Elles renferment fréquemment des grains amylacés en haltère et leur absence chez l'animal très jeune prouverait, s'il en était besoin, qu'elles ne lui appartiennent pas en propre.

On peut alors se demander s'il ne s'agit pas, contrairement à ce que nous avons vu jusqu'ici, d'une digestion intra-cellulaire d'aliments saisis par phagocytose. La constance très grande de ces formations dans tous les individus d'une espèce, quels que soient les milieux où ils vivent, ferait déjà supposer qu'il s'agit d'autre chose que d'une nourriture contingente. De plus on n'aperçoit jamais dans les parois de cellules en voie de digestion, en train de se désagréger ou de subir le brunissement de la chlorophylle digérée. Par places sont répandues dans la paroi des boules noirâtres assez régulièrement espacées, qu'un examen attentif fait reconnaître pour des boules d'excrétion chlorophyllienne tout à fait semblables à celles de l'Hydatine ou de l'Euchlanis et se vidant de même dans la cavité, mais d'une teinte beaucoup plus foncée. Il n'existe, comme je l'ai dit aucune transition entre celles-ci, formées de grains agglomérés, et les cellules d'algues intactes ; par contre, à côté d'elles, des grains colorables par le neutralrot comme d'habitude.

Tels sont les faits, ils sont suffisants pour conclure à l'existence de zoochlorelles symbiotiques comme on en connaît bien d'autres exemples dans le règne animal, mais uniquement localisées dans le tube digestif (il n'y a d'ailleurs pas d'autre organe, en l'absence de parenchyme, où elles pourraient se loger). Leur origine est certainement dans une des espèces d'algues unicellulaires qui vivent à côté de l'animal et qui,

ingérée dans le jeune âge, continue à se multiplier et envahit les cellules. Il serait fort intéressant de l'isoler comme l'ont fait Gamble et Keeble pour *Convoluta*, et plus encore de préciser son rôle dans la nutrition de l'hôte. Mais pour cela il faudrait des expériences fort difficiles, de même que les coupes, sur une espèce de petite taille et très délicate. Il est fort peu probable, comme je viens de le dire, que les algues puissent être digérées dans la paroi même de l'estomac ; je croirais plutôt qu'en se multipliant, elles finissent par retomber dans la lumière où certaines au moins sont alors digérées, en même temps que celles que l'animal avale, et donnent lieu au processus habituel d'imbibition et de rejet de la chlorophylle. Si, comme nous l'avons admis, les ferments digestifs viennent des glandes et existent dans la lumière, non dans la paroi stomacale, il n'en saurait être autrement. J'ai vu en tout cas, chez un animal en bon état, dans la cavité une boule sarcoclique renfermant plusieurs cellules d'algues, qui finit par être expulsée par l'anus sans digestion. Il est vraisemblable aussi que les zoochlorelles fournissent directement à leur hôte des hydrates de carbone, sinon des albuminoïdes, nés de la synthèse chlorophyllienne.

Un autre caractère remarquable de cet estomac est l'absence complète à son intérieur de cils vibratiles, qui s'explique fort bien par son fonctionnement et le continuel passage de corps solides entre la paroi et la cavité (souvent d'ailleurs les algues sont simplement accolées à la surface des cellules, dont les limites ne sont pas visibles). En tout cas, chez les Ploïmes ce caractère est absolument lié à la présence de chlorelles, puisqu'on ne le rencontre que chez les trois autres formes où j'ai constaté leur existence : *Diglena biraphis* Gosse, *Taphrocampa Saundersæ* Hudson, *Ascomorpha ecaudis* Perty, où la disposition de l'estomac et les phénomènes sont *exactement* les mêmes (1).

(1) Tout récemment LAUTERBORN (1908) signale dans l'estomac de *Gastropus stylifer* Imhof des chromatophores de Péridiniens souvent inclus dans la paroi et se demande s'il n'y a pas là une symbiose. Il admet aussi que la teinte bleue du liquide périviscéral dans cette espèce pourrait provenir de la transformation de la matière colorante des algues ingérées.

Chapitre XII. — L'œsophage, l'estomac et l'instestin chez *Triphylus lacustris* (Ehrenberg).

L'estomac de cet animal frappe immédiatement par les curieux appendices rubanés qui lui sont annexés et qui n'existent que dans un seul autre Rotifère, *Notops clavulatus* (Erhbg.). Par malheur le très petit nombre d'individus que j'en ai eu à ma disposition et la difficulté de l'anesthésie, qui doit être prolongée, chose fort nuisible à la bonne conservation des éléments digestifs, m'ont empêché d'en faire une étude approfondie.

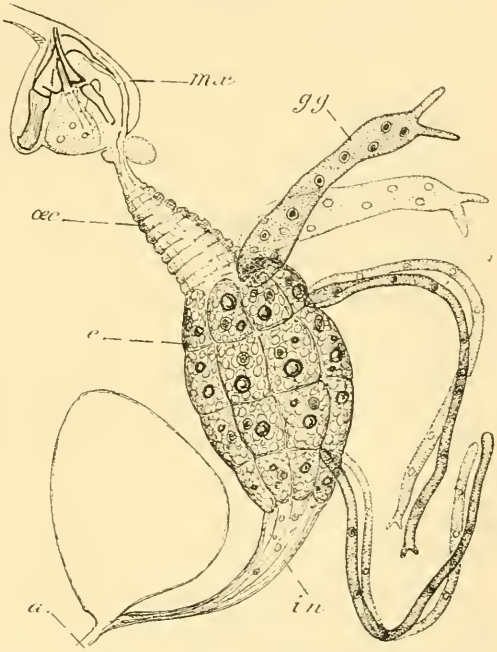


Fig. LVII. Tube digestif de *Triphylus lacustris* (Ehrbg.), vue latérale gauche × 250 environ.

Du mastax à l'anus les trois parties du tube digestif ont sensiblement la même longueur (fig. LVII). L'œsophage a des parois minces et distensibles, mais musculeuses et capables de contractions puissantes, qui lui donnent un aspect ridé. Il n'est point tapissé de cils vibratiles et sa structure se ramène à celle de l'œsophage chez *Notommata*, avec une plus grande ampleur qui lui permet de se distendre en une vaste poche continue avec l'estomac : sur la coupe (fig. 131, pl. IX) on voit une paroi cuticulaire très mince que brident à intervalles plus ou moins réguliers 12 fibrilles musculaires longitudinales, non striées ;

il ne paraît pas exister de musculature circulaire. Ces fibres commencent dans un bourrelet protoplasmique épais et nucléé, qui est la terminaison du mastax et présente intérieurement une rangée de bâtonnets cuticulaires basophiles, formant peigne, en partie visible sur la fig. 126 ; elles semblent se continuer avec la musculature longitudinale de l'estomac, composée de fibres semblables régulièrement disposées près de la jonction des cellules, au nombre d'une douzaine aussi sur la coupe transversale. Chacune de ces cellules, dont la conservation laisse fort à désirer sur les coupes, renferme en général une grosse goutte de graisse avec une ou plusieurs plus petites, souvent des grains de réserve basophiles abondants, ce qui est habituel chez les espèces carnassières qui ingèrent d'un seul coup une proie volumineuse, mais sont exposées à en manquer par intervalles. Quand elles n'en renferment pas, leur contenu peut se réduire presqu'en entier dans les animaux mal conservés à une énorme vacuole remplie d'un magma prenant le lichtgrün, aspect d'ailleurs fréquent aussi dans d'autres espèces et qui résulte de la confluence au cours de l'anesthésie des vacuoles entourant les grains d'excrétion. Quant à l'intestin, il ne diffère comme toujours que par l'aplatissement des cellules, dépourvues d'enclaves mais très distinctes. Les cils sont bien développés dans ces deux parties.

Sur les côtés de cet estomac s'insèrent et flottent librement dans la partie dorsale de la cavité du corps trois paires de longs appendices rubanés, bifurqués près de leur extrémité, formés d'un protoplasma homogène, finement granuleux, renfermant plusieurs noyaux. La première paire est de beaucoup la plus développée, non comme longueur, c'est au contraire la plus courte, mais comme largeur, et légèrement renflée aux deux extrémités au lieu que les autres sont tout à fait linéaires. On reconnaît aisément en elle la paire habituelle de glandes gastriques, dont la forme très étirée et bifurquée n'est point absolument exceptionnelle, car elle s'ébauche chez quelques Brachions et Ptérodines. Elle est en effet insérée à la jonction de l'œsophage et de l'estomac, et au niveau du renfle-

ment proximal existe un amas de grains de sécrétion entourant un petit canal qui s'ouvre dans la lumière entre les cellules. Mais son protoplasma homogène est entouré d'une couche striée ou plutôt ponctuée, formée de granulations basophiles un peu allongées, disposées sans ordre net, et dont la signification n'est pas claire : elle n'est pas sans rappeler l'enveloppe des cellules stomacales d'*Euchlanis piriformis*, mais là sa nature musculaire serait plus douteuse.

Elle existe également dans les deux autres paires, insérées entre le premier et le deuxième bourrelet cellulaire transversal et entre le troisième et le quatrième, et dont la structure est identique à celle des glandes sauf qu'elles n'ont ni sécrétion ni lumière. Peut-être s'agit-il simplement d'une différenciation périphérique qui consolide ces formations minces ballotées dans la lumière ? En tout cas, il n'est pas douteux que les quatre appendices postérieurs ne soient homonomes des glandes, et il est probable qu'ils ont été sécréteurs aussi chez les ancêtres de *Triphylus*. N'y cherchons pas la preuve, un peu insuffisante, d'une métamérie primitive de l'organisme ; voyons-y plutôt celle de l'origine des glandes gastriques par isolement et différenciation d'une cellule de la paroi stomacale, déjà prouvée par d'autres faits, et qui se produisant habituellement à la limite de l'œsophage, a pu chez certaines formes se produire en plusieurs points de l'estomac. Ce n'est somme toute que par eux et par la distensibilité de l'œsophage (à laquelle se lie l'absence de flamme vibratile à l'orifice stomacal) que le tube digestif de *Triphylus* se distingue de celui de *Notommata*.

Chapitre XIII. — L'œsophage et l'estomac chez *Asplanchna amphora* Hudson et *Asplanchnopus multiceps* (Schrank).

Le tube digestif des *Asplanchna* (voir fig. XXXVIII, p. 235) se caractérise comme on le sait par l'absence totale d'anus et

d'intestin, particularité qui n'existe guère en dehors d'elles que dans les genres *Ascomorpha* et *Paraseison*. Il se réduit donc à un long œsophage auquel est suspendu un estomac presque globuleux et sur lequel s'insèrent les glandes gastriques un peu au-dessus de celui-ci et non à leur jonction, fait tout à fait exceptionnel, mais qui ne doit pas nous étonner, car la limite entre l'œsophage et l'estomac n'est guère plus fixe que celle du dernier et de l'intestin, difficile à définir comme nous l'avons vu. L'œsophage, un peu évasé à ses deux extrémités, est un long tube à parois minces, plissé longitudinalement et très contractile, qui rappelle celui de *Triphylus* encore étiré et aminci ; à l'inverse de celui-ci, il est cilié intérieurement (1). Sa structure est difficile à étudier, vu sa minceur et son état de plissement sur les coupes ; on remarque *in vivo* dans ses parois des fibres longitudinales (fig. XXXVIII), élastiques plutôt que musculaires, car elles se plissent en sinusoïdes lors du raccourcissement. Les glandes (*gg*) ont une forme elliptique avec un hile interne bien marqué (chez *Asplanchnopus multiceps* elles sont, ainsi que l'ont bien noté Leydig, **1854**, et Plate **1886***b*, divisées en deux parties, dont l'une s'étire même parfois en boudin comme chez *Triphylus*). Au niveau de ce hile, se trouve un amas considérable de grains de sécrétion de grande taille, mais facilement solubles ou peu colorables car sur les coupes ils se détachent toujours en clair. Cet amas n'entoure pas un canal unique et spacieux comme dans les formes précédentes, mais il est parcouru de fins canalicules ramifiés, déjà visibles sur le vivant, qui sont très comparables avec un moindre développement aux canalicules intracellulaires de beaucoup d'éléments glandulaires. Dans le protoplasma on trouve 10 à 12 petits noyaux irrégulièrement disposés, et de la graisse bien entendu en proportion variable.

(1) Les auteurs anciens, notamment Plate **1886***b* l'ont nié; Hlava **1905** contesta cette assertion ; ce n'est que tout récemment que j'ai pu m'assurer moi-même de la présence d'un revêtement de cils très fins et très courts, difficiles à voir et battant régulièrement.

L'estomac (*e*) se présente comme un amas mûriforme, rarement dilaté, de cellules présentant les caractères ordinaires et disposées par rangées de quatre ou cinq de l'œsophage au fond. Leur groupement en apparence radiaire, en morula, présente en réalité une symétrie bilatérale nette, car l'œsophage est aplati dans le plan frontal et ses insertions latérales descendent beaucoup plus bas que ses insertions dorsales et ventrales, traversant deux rangées de cellules. On voit de ce point partir des bandelettes musculaires assez développées qui rayonnent sur le reste sans correspondre toujours aux limites des cellules que leur contraction fait saillir. Elles sont plus développées équatorialement, formant une sorte de sphincter qui parfois étrangle l'estomac en deux. Il est souvent fort difficile de les voir, et je n'ai pu davantage chez *Asplanchnopus* constater le réseau musculaire superposé aux cellules dont parle Plate. Chaque cellule renferme un noyau un peu excentrique et une grosse goutte de graisse qui peut être accompagnée d'une ou deux petites et a souvent une coloration jaunâtre. Elles sont tapissées de cils très longs et très visibles, surtout quand l'estomac se dévagine par la bouche comme il arrive par une forte compression.

Au point de vue de la physiologie, quelques points sont assez spéciaux. L'œsophage n'a pas de véritables mouvements péristaltiques, insuffisants à faire cheminer une proie volumineuse et épineuse comme les *Brachionus*, *Anuræa* et autres dont il fait sa principale proie (Lyncéides pour *Asplanchnopus*); son procédé pour les engloutir et les régurgiter est, nous l'avons déjà dit, tout bonnement de se raccourcir jusqu'à amener l'estomac au contact du mastax, ce que rend possible l'absence d'intestin, de se réduire à rien en quelque sorte. Il est rare ainsi que les proies restent accrochées à son intérieur, sauf vers le quart inférieur, bien que l'estomac puisse en être énormément bourré. Tout à fait remarquable est la résistance à la perforation des deux organes : on voit souvent les pointes d'une lorica d'*Anuræa* traverser en apparence presqu'en-

tièrement la paroi de l'estomac qui s'applique dessus et se laisse refouler, mais non trouer, et cela ne l'empêche pas de tourner sous l'action des cils en creusant son sillon dans la cellule qui reprend aussitôt son aspect primitif. De même pour l'œsophage. Le plus curieux est la digestion d'une *Triarthra mystacina* dont les longues épines sortent encore de la bouche par un bout tandis que de l'autre elles dépriment le fond de l'estomac et l'étirent. Les inclusions les plus abondantes dans un animal aussi carnassier sont bien entendu les globules de réserve incolores dont les cellules sont presque toujours remplies. Il arrive rarement que les *Asplanchna* avalent et digèrent des organismes colorés quand ils sont abondants dans leur eau ou parfois, comme les *Colacium*, fixés sur leurs proies. Alors a lieu, de façon normale, l'imbibition par la chlorophylle qui jaunit et sa séparation. Dans chaque cellule arrivent à se former une ou plusieurs grosses boules jaunes comme celles que nous avons vues dans *Euchlanis*, mais qui plus compactes sont expulsées entières dans l'estomac, ne s'y désagrègent pas et sont rejetées telles qu'elles, par la bouche bien entendu. Dans *Asplanchnopus* l'estomac est plus dilaté, presque toujours fortement coloré, et la graisse en petites gouttelettes.

Chapitre XIV. — **L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez les Rhizotes.**

1° *Melicerta ringens* (Linné).

Le tube digestif de cette forme diffère fort peu du type général des Ploïmes ; il s'en distingue surtout par la position de l'intestin remontant dorsalement pour s'ouvrir à peu près au niveau des glandes gastriques au sommet d'une protubérance, disposition en rapport évident avec la vie tubicole bien qu'elle n'existe pas chez les Floscularieus.

Au mastax que nous avons décrit fait suite un très court

œsophage cilié, comparable à celui des *Euchlanis*. L'estomac est très long, cylindrique et un peu atténué inférieurement, à parois toujours assez épaisses. Elles sont composées de cellules nombreuses, peu saillantes en dehors ni en dedans, qui forment un véritable épithélium cylindrique, apparence assez différente de celle des formes précédentes. Elles sont au nombre de 6 sur une coupe transversale, d'une dizaine sur une rangée longitudinale, limitées intérieurement par une membrane plus nette que chez les Ploïmes, qui porte les cils. Une longue flamme existe comme d'habitude à l'entrée de l'œsophage. Les noyaux sont normaux ; comme inclusions, les globes basophiles de réserve sont rares ou absents, ce qui est habituel chez les formes ne vivant que de particules flottantes dont l'alimentation est peu abondante, mais continue, les grains bruns ou jaunes, au contraire, fréquents et groupés en boules pour être rejetés ; sur les coupes toute la partie interne et parfois toute la cellule apparaît remplie de vacuoles à contenu granuleux prenant le lichtgrün que nous reconnaissons immédiatement pour les vacuoles d'excrétion.

Je n'ai pu faire aucune recherche relative à la musculature, qui paraît peu développée, l'estomac n'ayant point la distensibilité et la contractilité de certains autres. Il est flanqué en haut de deux glandes gastriques de très grande taille et de forme à peu près triangulaire, renfermant un grand nombre (9 ou 10) de noyaux, et une traînée de sécrétion dans l'angle interne qui vient s'aboucher dans l'estomac. Il existe en plus d'elles deux petites cellules dorsales arrondies, plurinucléées, insérées au même niveau, qui semblent une paire de glandules supplémentaires. L'extrémité inférieure de l'estomac forme une cupule à parois minces, cils plus forts et plus actifs. Un rétrécissement très marqué le sépare nettement de l'intestin (à ce niveau s'ouvre d'après Hlava, **1905**, l'oviducte), qui forme une grosse vésicule à cils très actifs ; dans la partie supérieure la base de ceux-ci est différenciée en un petit bâtonnet prenant le vert avec intensité, sans qu'ils pa-

raissent fasciculés comme dans *Euchlanis piriformis*. La structure de la paroi n'offre rien de particulier. Un second rétrécissement sépare la partie terminale, contractile et non ciliée, qui est un véritable cloaque contractile fonctionnant comme vessie et recevant les canaux excréteurs. Nous n'y insisterons pas ici.

2° *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss).

Autant l'intestin antérieur des Floscullariens est aberrant et compliqué, autant leur intestin moyen est banal et diffère peu de celui des Mélicertiens. Chez *Stephanoceros* (fig. LVIII) nous trouvons de même un court œsophage cilié et dilaté, sans flamme à son orifice supérieur, celui-ci étant, vu l'écartement des deux mâchoires, presque toujours dilaté. Les deux glandes gastriques, tout à fait normales, avec 4 ou 5 noyaux, se trouvent à la jonction avec l'estomac formé de rangées verticales de 3 cellules seulement. Celles-ci sont, comme chez la Mélicerte, très chargées de grains d'excrétion, bruns le plus souvent sur le vivant vu la présence de Flagellés chlorophylliens dans la nourriture, criblant sur les coupes toute la partie interne de vacuoles vertes. La cellule se vacuolise avec une extrême facilité et on la voit, dès que l'animal a un peu souffert entre lame et lamelle, réduite à l'enveloppe distendue d'une énorme vacuole dans laquelle on retrouve le résidu coloré. Il y a encore des grains d'excrétion d'une autre nature sur lesquels nous allons revenir. On y trouve fréquemment aussi des globes de réserve qui n'existaient guère chez les Mélicertiens et sont liés à l'alimentation carnassière, plus inégale, de ces animaux.

L'intestin est très vaste, le plus souvent dilaté en vésicule et non cilié, bien que l'estomac le soit, caractère que nous n'avions pas encore rencontré et qui existe aussi chez *Floscularia* d'après Montgomery (**1903**) ; ses parois sont très minces et ne renferment aucune inclusion, à part la graisse,

même dans la partie qui touche au sphincter : la limite histologique de l'estomac est arrivée à coïncider avec sa limite anatomique. Un peu dorsalement il est séparé par un autre sphincter du cloaque contractile plus petit, également vésiculeux et à parois minces.

L'étude du contenu de l'intestin nous fournira des aperçus très intéressants sur la physiologie du tube digestif dans toute la classe : en plus des débris alimentaires, de la chlorophylle digérée, etc., on y trouve presque toujours des granules réfringents ou même de véritables cristaux qu'on soupçonne immédiatement d'être des corps d'excrétion. Il en existe de plusieurs sortes : chez l'adulte on trouve le plus souvent une poussière, noire par lumière transmise, de grains très fins, bactéroïdes, rappelant beaucoup ceux du sac rétro-cérébral. Ces grains prennent naissance dans les cellules de l'estomac, où j'ai pu les voir en place chez certains sujets favorables, puis passent dans sa lumière et dans celle de l'intestin où ils forment une traînée noire peu marquée ; on les méconnaît aisément quand ils sont mélangés aux autres fèces. J'en ai vu de semblables dans les cellules stomacales d'un *Distemma* à décrire dont chacune en renfermait plusieurs dans une petite vacuole. Il faut aussi rappeler ici les phénomènes curieux décrits par Balbiani (1878) chez *Proules Wernecki* (Ehrbg.) où l'estomac renferme une masse noire formée de très petits grains

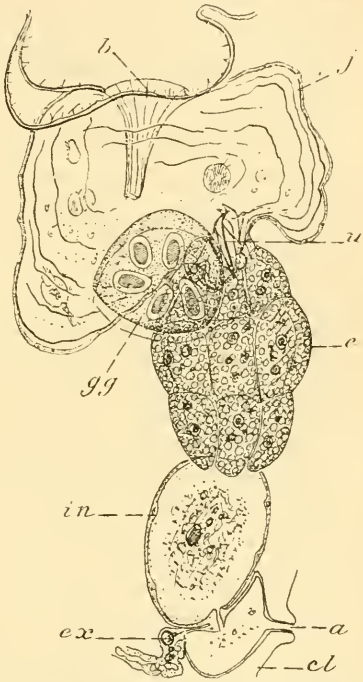


Fig. LVIII. Appareil digestif de *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss), vue latérale gauche × 400 environ.

opaques qui s'accroît peu à peu, n'étant rejetée que par petites portions, à mesure que l'animal vieillit et finit par emplir tout, la paroi et les glandes étant régressées par la compression des œufs ; d'après cet auteur, l'animal n'absorberait que le protoplasma incolore des filaments de *Vaucheria* où il vit, non la chlorophylle ; mais la chose est démentie par Debray (**1896**) et Rothert (**1896**) et il peut s'agir simplement de grains bruns.

J'ai observé aussi dans un cas au moins l'intestin renfermant plusieurs mâcles de superbes cristaux bacillaires longs de 16 μ environ, groupés en houppes (Leydig, **1854**, en a aperçu de semblables chez le jeune), qui n'étaient point sans analogie avec les figures qu'on donne habituellement des cristaux de tyrosine ; le réactif de Millon bouillant les a fixés sans les colorer. Ils coexistaient avec les petits grains précédents épars dans la masse (fig. 15 pl. II) et étaient certainement formés sur place car le diamètre des houppes dépassait de beaucoup celui de l'orifice pylorique. Ils finirent par être déféqués au dehors en traversant le cloaque et se retrouvèrent dant la gaine pour s'y dissoudre. Il ne pouvait guère s'agir là que d'un produit ultime de la digestion des albuminoïdes, ayant cristallisé sur place par suite d'une concentration trop grande comme il arrive pour la leucine et la tyrosine dans le rectum des Vertébrés. Sa nature n'était donc pas forcément excrétrice comme celle des produits formés par les cellules.

Enfin une troisième espèce de grains existe chez le jeune à la naissance, non pas libres, mais enchâssés dans la partie antérieure de la paroi intestinale qui forme un coussinet protoplasmique épaissi, renfermant aussi de la graisse. Vu de face, il se présente comme une plaque où ces grains sont régulièrement rangés. Ils sont très réfringents, arrondis et souvent géminés ; parmi eux il s'en trouve souvent de plus petits allongés et bactéroïdes, également groupés, qui n'en paraissent point très différents (fig. 14). On trouve parfois ces mêmes grains sur l'animal après sa fixation, même adulte, soit encore enchâs-

sés dans sa paroi, soit libres dans la cavité (1). Ils paraissent avoir persisté du jeune âge sans être expulsés par l'anus comme il arrive habituellement ; il est possible qu'il puisse aussi s'en reformer : la substance qui les compose doit exister à l'état de saturation dans le liquide intestinal, sans quoi ils s'y dissoudraient, étant solubles en quelques jours dans l'eau pure et instantanément dans les acides et alcalis même très dilués, comme les grains du sac rétro-cérébral. Ceci paraît exclure l'idée des urates, qui se présentent sous des formes très analogues chez les Insectes. La réaction de la murexide ne donne rien, mais je me suis assuré qu'elle n'était point appréciable sur des quantités comparables d'acide urique ; celle de Saint-Hilaire (sulfate de cuivre et ferrocyanure de potassium) ne les colore aucunement. On pourrait aussi les rapprocher des cristaux que Stolc (**1902**) a vu se former dans les vacuoles d'*Amœba proteus* après la digestion et qu'il considère comme de la leucine ; l'idée d'un acide amidé est à retenir, mais les procédés par lesquels il a cru l'identifier (réaction de Scherer, qui n'est autre que la xanthoprotéique), ne prouvent rien.

Faisons une remarque intéressante : le *Stephanoceros* adulte présente toujours dans la cavité du corps, sous l'ectoderme à droite et à gauche, deux taches noires formées de très petits grains réfringents ayant toutes les solubilités des diverses formations que nous avons décrites (il en existe de très comparables chez les Flosculaires et *Apsilus*), et que les auteurs ont considérées très justement comme des amas de produits d'excrétion tels qu'il en existe chez beaucoup d'Invertébrés. Elles paraissent d'autant plus développées que l'animal est plus âgé, et n'existent pas à l'éclosion, ni aussitôt après la fixation. Il semble que le rôle excréteur dévolu à l'intestin dans le jeune âge passe chez l'adulte aux cellules mésenchymateuses de la

(1) Il faut alors éviter soigneusement de les confondre avec le paramylon provenant des Euglènes ingérées par l'animal et qui, comme chez l'Hydatine, n'est pas digéré et s'accumule parfois dans l'intestin, ni avec les microsporidies (?) qui forment souvent chez *Stephanoceros* et *Apsilus* de petits amas mûriformes dans l'épaisseur de ses parois.

cavité (je me suis assuré chez *Apsilus* que c'étaient elles très vraisemblablement qui formaient ces grains). Enfin, indiquons tout de suite, pour y revenir prochainement, que ces formations cristallines et cristalloïdes de l'intestin sont normales chez les jeunes de beaucoup de Rotifères et chez la plupart des mâles connus.

Il faut encore dire un mot de la défécation, assez difficile puisque l'anus est à la base du pied, au milieu de la loge qui moule le corps très étroitement. Au moment de déféquer, l'animal étend son pied, mais rétracte partiellement sa couronne et surtout se courbe ventralement comme pour laisser place à la sortie des fèces qui sont alors expulsées par une brusque contraction. Mais souvent une partie des grains bruns ou cristalloïdes restent dans la loge dont ils souillent, au moins temporairement, la paroi dorsale. La ponte se fait de la même façon, l'œuf se retrouvant souvent dans la loge auprès du pied.

Chapitre XV. — **L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez *Seison annulatus* Claus.**

Les Seisoniens, si voisins des Bdelloïdes par tant de caractères ont un intestin moyen beaucoup moins aberrant qu'eux, et doivent par conséquent être étudiés avant. Il a été décrit sommairement par Claus (**1875**), dans *Seison*, et par Plate (**1887**) dans *Paraseison*. Les caractères, à part l'absence de l'intestin chez le second, sont d'ailleurs fort concordants.

Chez *S. annulatus* (voir fig. IV, p. 38) au mastax fait suite un long œsophage tubulaire, très mince, qui traverse tout le cou et qui est, en raison de sa ténuité, fort difficile à suivre sur le vivant et sur les coupes ; aussi n'ajouterai-je rien aux données des auteurs : c'est un œsophage non cilié, à revêtement cuticulaire et mouvements péristaltiques (ils ont sans doute fait conclure prématurément Claus à l'existence d'une musculature circulaire, qui n'existe pas en général dans ce genre

d'œsophage). Une question plus intéressante est celle des glandes annexées à l'œsophage, qui n'existent pas chez les Ploïmes : deux grosses glandes piriformes se trouvent à la base de la tête et leur col, présentant plusieurs constrictions (qui ont conduit CLAUS à figurer à cette place un amas de petites cellules), semble s'ouvrir dans l'œsophage ; je dis : semble, car, bien que PLATE l'affirme pour les deux un peu plus petites existant chez *P. asplanchnus*, je n'ai pu m'en convaincre absolument et il ne m'étonnerait pas qu'elles rentrassent dans les glandes cutanées indiquées par CLAUS, dont l'existence, exceptionnelle dans le groupe en dehors du pied et de l'appareil rétro-cérébral, n'en paraît pas moins réelle. Les deux petites glandes gastriques sont insérées comme chez *Asplanchna* un peu au-dessus de l'estomac, sur la paroi œsophagienne.

L'estomac lui-même forme un long boudin cylindrique composé de cellules distinctes, un peu saillantes et régulièrement rangées comme nous les avons vues jusqu'ici. CLAUS indique qu'il est composé de 5 rangées de 6 cellules, mais ceci semble se rapporter au *S. Grubei*, principal objet de sa description, que je n'ai pu étudier à ce point de vue. J'ai trouvé sur chaque coupe transversale un nombre de cellules moins grand et variable suivant le niveau : dans la partie inférieure, près du fond, il n'y en a même que 2, une dorsale et une ventrale. Le nombre augmente en remontant, par dédoublement ou adjonction latérale. Il est assez généralement de 4 vers le milieu (fig. 78) et peut monter à 5 ou 6 pour retomber à 2 à l'insertion de l'œsophage ; ces nombres sont variables d'un animal à l'autre, sauf pour les extrémités, mais dans les mêmes limites. Ces cellules ne sont pas ciliées intérieurement, caractère qui ne se rencontre en dehors de l'ordre que chez les formes à zoochlorelles (et chez *Atrochus* d'après WIEZEJSKI, **1893** et *Discopus* d'après ZELINKA **1888**), mais qui existe aussi chez *Paraseison* d'après PLATE ; leur face interne est limitée par une mince membrane basophile entièrement semblable à celles qui les séparent entr'elles. Il semble que l'estomac entier

soit entouré d'une mince membrane anhiste, prenant le lichtgrün, qu'on aperçoit comme une ligne verte sur les coupes, mais dont je n'ai pu préciser la nature ni les rapports.

Le contenu des cellules présente sur le vivant un aspect finement granuleux et une teinte jaunâtre ; sur les coupes, il est très mal conservé, s'émiette en petits grains verdâtres renfermés dans un réseau de vacuoles, qui sont évidemment les grains d'excrétion (Plate a observé des grains brunâtres disparaissant par le jeûne). Les grains basophiles sont fort rares. Le tout est criblé de petits corpuscules réfringents rappelant ceux du sac rétro-cérébral bien qu'encore plus petits, assez régulièrement répartis dans la masse et semblant compris entre les vacuoles. On doit les envisager sans doute comme une forme particulière d'excrétion, mais leur insolubilité après fixation les distingue de ceux que nous avons vus jusqu'à présent. Quant aux noyaux (*n*), ils sont tout à fait spéciaux : ce sont des masses noires un peu irrégulières ou mûriformes, colorées uniformément par l'hématoxyline ferrique ; rarement la périphérie est moins basophile et produit l'aspect habituel d'un karyosome entouré de son suc nucléaire, mais il n'y a jamais de membrane différenciée comme nous en avons vu partout.

De l'intestin, il y a fort peu de choses à dire. Claus n'a admis son existence que sous réserve, et il est tellement difficile à voir sur le vivant, sous forme d'un fin tractus joignant l'extrémité inférieure, un peu dorsalement, au cloaque, que j'en ai moi-même douté jusqu'au jour où j'ai pu le retrouver sur les coupes : il naît entre deux cellules de la rangée dorsale, un peu écartées. Ses parois sont trop minces pour qu'on puisse fixer leur structure et sa lumière est très réduite par un fort aplatissement dorso-ventral. Il ne semble pas servir à la défécation et, au point de vue fonctionnel, il ne doit pas y avoir de différence entre *Seison* et *Paraseison* où il manque entièrement.

Le contenu de l'estomac (*l*), qui est rarement fort dilaté, se compose tantôt d'une masse homogène ou finement granuleuse,

verdâtre après la triple coloration, qui est sans doute constituée presqu'entièrement par les grains excrétés, tantôt de fragments amorphes, irrégulièrement noirs, verts ou roses, qui semblent représenter le vitellus d'œufs désagrégés des Nébalies dont les animaux, comme PLATE l'a soupçonné, doivent faire leur principale nourriture. On les voit parfois déprimer fortement la surface des cellules et s'y enfoncer, comme s'ils allaient être phagocytés, mais la chose ne va pas plus loin et ne prouve que la faible consistance du contenu cellulaire.

CHAPITRE XVI. — L'œsophage, l'estomac et l'intestin chez *Callidina socialis* Kellicott.

Cette forme se place tout à fait à part des précédentes, surtout en ce qui concerne l'histologie de l'estomac, mais ses caractères paraissent, d'après les travaux de ZELINKA et de JANSON en particulier, se retrouver dans les autres membres de la famille si homogène des Philodinidés. Du mastax (fig. LIX) part un très court canal à parois minces, non ciliées, qui est l'œsophage (*œc*). Son entrée dans l'estomac est marquée dorsalement par deux petites cellules d'une réfringence toute particulière dont je n'ai pu préciser la nature, latéralement par deux paires de petites glandes gastriques arrondies (*gg*), très réduites bien qu'en nombre double du normal.

La structure de l'estomac est si paradoxale au point de vue histologique qu'elle demande pour être comprise une attention particulière. Il se présente sur l'animal vivant comme un long boudin jaunâtre, un peu atténué à sa partie inférieure, qui se jette directement dans la vésicule intestinale ; il est constitué par un protoplasma homogène, finement granuleux, où l'on ne peut distinguer aucune limite cellulaire bien que de nombreux noyaux y soient épars sans ordre. Il paraît plein au premier abord, et il faut y regarder de près pour s'apercevoir

qu'il est creusé d'un très fin canal (*l*) à paroi régulièrement tubulaire, avec un double contour net, qui ne se maintient pas dans son axe mais décrit des sinuosités à l'intérieur du protoplasma, étant un peu plus long que l'estomac lui-même. On distingue à son intérieur un mouvement vibratile et l'on est bien forcé de reconnaître qu'il représente la lumière.

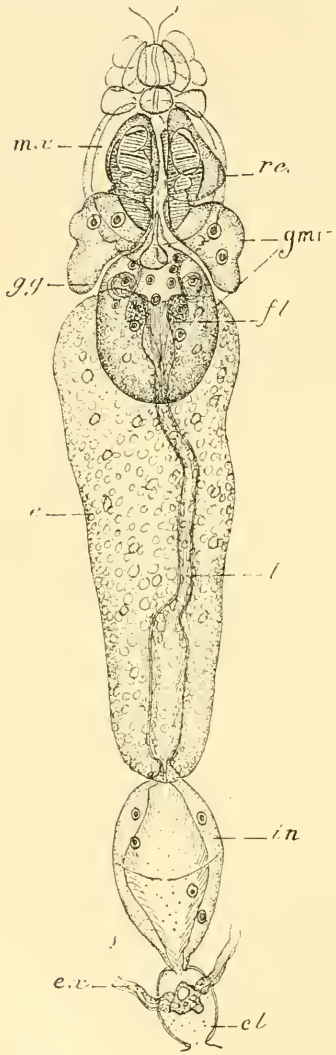


FIG. LIX. Tube digestif de *Callidina socialis* Kell., vue ventrale × 400 environ.

Cette lumière paraît à l'état de vacuité un simple conduit vecteur incapable de contenir la moindre quantité de nourriture ; elle est en réalité fort dilatable et dès que l'estomac a des aliments à recevoir on la voit se gonfler, sur une seule partie de son parcours en général et plus souvent sur la dernière, en une grosse vésicule renfermant une boulette que les cils font tourner suivant le mode habituel ; elle peut aussi s'allonger sur presque toute la hauteur de l'estomac en une longue cavité cylindrique. Fait frappant, et dont nous allons avoir l'explication, le diamètre externe de l'estomac ne change presque pas, tandis que celui de la lumière arrive au décuple, de sorte que la paroi devient très mince au niveau des dilatations en restant épaisse sur les autres points. Il semble en un mot, si bizarre que cela soit, que la lumière seule est la partie

active et modifiable noyée dans un protoplasma immobile et quelconque sans individualité (1).

Cette impression s'accentue quand on considère les coupes (fig. 31, pl. III). On s'aperçoit d'abord que la section de l'estomac n'est nullement ronde, mais plus ou moins triangulaire, moulée sur les organes voisins et sans forme propre; puis, que le canal digestif, au contraire parfaitement circulaire et dont le diamètre quand il n'est pas dilaté semble infime par rapport à la surface de la section, n'est nullement au milieu de celle-ci, mais toujours plus ou moins excentrique, parfois tout à fait dans un angle et tangent à la surface (sa position n'est bien entendu pas constante). Pas plus que sur le vivant, on ne distingue dans la masse de limites cellulaires, ni même de régions bien nettes : elle apparaît comme spongieuse, uniformément criblée de petites vacuoles dont le contenu prend vivement le lichtgrün, et qu'on reconnaît aisément pour des grains d'excrétion très analogues à ceux des formes précédentes. Le protoplasma ne forme que les mailles du réseau, qui font saillie à la périphérie (pas de membrane individualisée autour contrairement à Janson, **1893**) ; on y aperçoit souvent de très petits grains basophiles qui semblent correspondre aux globes de réserve, et enfin les noyaux, d'ailleurs assez peu nombreux, analogues à ceux de *Seison :* mêmes masses irrégulièrement arrondies, mûriformes, à même le protoplasma, qui paraissent d'abord ne correspondre qu'au seul karyosome. Avec l'hématoxyline ferrique très différenciée, on voit bien parfois la périphérie un peu moins colorée et prenant l'éosine, mais c'est l'aspect habituel que produit la décoloration progressive de toute masse homogène ; avec la safranine, cet aspect est plus net et donne bien l'idée d'un suc nucléaire entourant un karyosome.

La lumière régulièrement arrondie est bordée d'une cuticule

(1) Giglioli (**1863**) l'a considérée en effet comme le véritable tube digestif traversant une « masse granuleuse» indifférente et l'a figurée comme telle, se basant sur le fait que par écrasement il était arrivé à l'isoler, ce qui n'est point étonnant vu la disposition anatomique que nous allons voir.

très mince qui prend dans la triple coloration non le lichtgrün, mais l'éosine ; elle est d'ailleurs aisément visible sur le vivant (où elle paraît même plus épaisse que sur coupes), et isolable par macération, comme l'ont constaté PLATE (1886*a*) et ZELINKA. C'est elle qui porte les cils, plus ou moins confondus avec elle sur les coupes mais aisés à voir sur le vivant ; ils forment une flamme à la sortie de l'œsophage. Il est évident qu'ils la traversent pour se mettre en rapport avec le protoplasma, mais je n'ai pu m'assurer de ces détails. En dehors d'elle on trouve une zone de protoplasma homogène, prenant fortement le vert, où ne pénètrent que par endroits les vacuoles excrétrices qui doivent le traverser pour se vider dans la lumière, mais où se trouvent quelquefois les grains de réserve fort abondants : je les ai vus dans quelques colorations vitales tout à fait serrés dans cette zone, qui correspond somme toute à celle qui se trouve juste sous la surface libre chez l'Hydatine et où apparaissent les globules.

La musculature est bien le caractère le plus singulier de cet estomac si bizarrement construit : ce n'est plus à la périphérie, c'est au contact de la lumière, sous la cuticule même, qu'il faut aller la chercher! Sur des coupes transversales colorées à l'hématoxyline ferrique et modérément différenciées, on aperçoit, en effet, là où la lumière n'est pas dilatée, vers le milieu de l'estomac, une série de points noirs au nombre d'environ 25 régulièrement disposés au contact du plateau (fig. 77, pl. VI). Une coupe tangentielle montre qu'ils sont les sections d'autant de fibrilles disposées comme des crêtes à la surface de celui-ci et présentant une très fine striation un peu oblique, difficilement visible. Ces fibrilles, nettement longitudinales dans la partie inférieure, se montrent au contraire plutôt transversales dans la partie supérieure, circonvoluée et presque jamais dilatée, du canal. Mais il semble qu'il s'agisse simplement d'une torsion qui les a enroulées en spirale à ce niveau et non d'un autre système ; l'absence de cette disposition dans la partie inférieure facilite évidemment sa dilatation par les aliments ; il est bien

entendu difficile de retrouver la musculature à sa surface quand celle-ci a eu lieu, mais il semble exister un renforcement annulaire visible sur la fig. 76.

Cette disposition est tellement étrange que sur le seul examen des coupes on n'oserait peut-être pas conclure à la nature musculaire de pareilles formations. Mais la preuve absolue de leur nature a été apportée par le mode de contraction que nous avons défini chez l'animal vivant : ces changements de calibre actifs, n'intéressant que la lumière à l'exclusion de la surface externe et du contenu protoplasmique, ne peuvent provenir que d'une contractilité localisée immédiatement sous la cuticule qui borde le canal, et non à la périphérie ou diffuse dans la masse. Une autre preuve résulte de la position très excentrique de la lumière : une contractilité périphérique ou bien n'aurait pas d'action sur elle, ou bien n'aboutirait qu'à la déformer ; or sa section reste parfaitement circulaire quel que soit son diamètre, à l'inverse du contour externe. Il suffit pour comprendre l'origine de cette formation de nous rappeler les différenciations musculaires entourant chaque cellule, aussi bien en dedans qu'en dehors, que nous avons trouvées chez *Euchlanis piriformis ;* quand les limites cellulaires disparaissent, et avec elles les différenciations latérales, il est naturel que l'interne persiste aux dépens de l'externe, si elle se prête mieux aux fonctions de l'organe ce qui est le cas, vu la transformation de la paroi en une masse protoplasmique épaisse, irrégulière et sans cadres cellulaires : les deux dispositions aberrantes s'éclairent et se confirment mutuellement. Rappelons de suite que Clara HAMBURGER (**1907**), chez le mâle de *Lacinularia*, a décrit, sans y insister, une musculature sous la lumière du canal déférent, et une musculature spirale (?) autour des canaux excréteurs.

Les deux extrémités de l'estomac méritent d'être considérées de près; à l'une et à l'autre, on aperçoit une virole de protoplasma, finement granuleux, qui tranche sur le protoplasma digestif spumeux. A la partie supérieure, ce sont les 4 glandes

et les 2 cellules réfringentes qui sont à peine distinctes extérieurement de l'estomac. A l'inférieur, la virole, par dessus laquelle le protoplasma stomacal déborde et se rabat, se continue directement avec la paroi de l'intestin et renferme, à la gorge qui les sépare, un sphincter constitué par une grosse fibre circulaire, régulièrement arrondie, qu'on ne saurait mieux comparer qu'à un anneau de caoutchouc (fig. 76, *sp*). Elle est fortement basophile et sans différenciation apparente. Enfin de part et d'autre de la partie inférieure de l'estomac on aperçoit souvent deux masses réunies à lui par de fins tractus qui semblent n'en être que des parties détachées car elles renferment des inclusions analogues. Je n'ai pu vérifier si ces tractus étaient musculaires, comme ceux que Zelinka a vu s'attacher à la surface de l'estomac chez *Discopus*. L'intestin est divisé en deux parties ayant à peu près la même forme vésiculeuse (« blasendarm » et « rectum » de Zelinka), mais dont l'inférieure, plus petite et plus arrondie, n'est pas ciliée et fonctionne comme cloaque contractile. L'intestin proprement dit a des parois assez épaisses à l'état de contraction ; on y distingue par leurs noyaux deux étages de cellules, mais à limites visibles. Il est tapissé de cils très actifs insérés sur une cuticule plus mince que celle de l'estomac, et ses parois ne renferment aucune inclusion.

Chapitre XVII. — L'ensemble du tube digestif dans la série des Rotifères ; le tube digestif des mâles.

Il nous faut maintenant rassembler les données forcément fragmentaires des chapitres précédents pour nous faire une idée nette du tube digestif dans son entier et des variations coordonnées de ses différentes parties dans leurs rapports entr'elles et avec le reste de l'organisme. Un tube digestif de Rotifère comprend au maximum les parties suivantes (je mets entre parenthèses celles qui ne sont pas constantes) :

(1° Un *vestibule* ou *canal buccal*, généralement cilié, qui n'est en réalité qu'une dépression de l'appareil rotateur (plaque buccale) jusqu'à la véritable bouche placée au fond. Bien qu'assez long et tubuleux devant les mastax ramés, très large chez les Floscullariens, il ne fait pas à proprement parler partie du tube digestif).

2° Le *pharynx* ou *mastax*, formation stomodéale à paroi musculaire, glandulaire et cuticularisée, différenciant des pièces dures, le tout développé du côté ventral de façon à rejeter dorsalement l'axe du tube digestif. Il peut éventuellement se dilater en jabot.

(3° Un *œsophage cuticulaire*, très court dans la plupart des cas où il n'est qu'un simple prolongement du mastax, très long dans les formes à mastax virgé ou forcipé. Sa paroi mince renferme des fibres musculaires longitudinales qui lui impriment des mouvements péristaltiques très rapides, simulant parfois des ondulations ciliaires).

(4° Un *œsophage non cuticulaire*, presque toujours cilié, plus ou moins long, qui n'est que la partie de l'estomac antérieure aux deux glandes gastriques (les portant chez *Asplanchna* et *Seison*) et n'en diffère que par l'absence des inclusions caractéristiques de la paroi).

5° Les *glandes gastriques* au nombre de deux, exceptionnellement de quatre, très variables de forme, mais le plus souvent arrondies, renfermant des grains de sécrétion qui paraissent constituer un ferment digestif.

6° L'*estomac*, formé d'une seule couche de cellules (exceptionnellement d'un plasmode) régulièrement alignées, presque toujours ciliées, avec une musculature née et plus ou moins séparée d'elles (1), et renfermant des inclusions de réserve et d'excrétion.

(7° L'*intestin*, plus ou moins nettement séparé du précédent

(1) La musculature stomacale a été soupçonnée par les auteurs dans beaucoup de cas vu les apparences de la contraction, généralisée par SCHMIDT (1846), mais n'avait été réellement démontrée que par GAST (1900) chez *Apsilus*, ce qui n'est pas étonnant vu la technique nécessaire.

par un sphincter et ayant la même structure que lui sauf l'absence d'inclusions (graisse à part) qui n'existent que dans sa partie tout à fait supérieure, en général. Cils plus longs et plus actifs quand ils existent).

(8° Le *cloaque* recevant les canaux néphridiens et fonctionnant comme vessie dans un grand nombre de cas, très réduit en dehors d'eux. Nous le négligerons ici).

Un premier point à débattre est celui de l'origine blastodermique de ces diverses parties. Que tout ce qui précède le mastax, et le mastax lui-même, soit ectodermique, ne peut plus être contesté depuis le travail de Zelinka (**1892**) qui l'a démontré contrairement à Tessin (**1886**), et est d'ailleurs tout à fait conforme à l'anatomie comparée des autres Invertébrés, qui nous montre un intestin antérieur stomodéal formant l'appareil masticateur ou préhenseur quand il existe. La distinction de l'œsophage cuticulaire et de l'œsophage cilié, dont le développement est en général complémentaire (comparer *Hydatina* et *Notommata*), dont le premier a une cuticule continue avec celle du mastax et ses pièces dures, tandis que le second diffère à peine de l'estomac, conduirait à placer à leur point de jonction, marqué en général par la présence d'une flamme vibratile, celui de l'ectoderme et de l'endoderme, et il semble bien en être ainsi dans les cas cités. Mais il faut se tenir sur la réserve, surtout dans les cas où la dilatabilité de l'orifice entraîne la disparition de la flamme qui jouait le rôle de soupape : chez *Triphylus* la nature de l'œsophage cuticulaire (l'autre semble manquer) est déjà plus douteuse, et dans *Asplanchna* l'œsophage analogue à première vue aux précédents est cilié, et endodermique, puisqu'il porte les glandes gastriques. Il faut donc ne pas attacher trop d'importance à la présence de la cuticule ou des cils et attendre la démonstration embryologique, qu'il sera fort difficile de donner dans tous les cas.

De même à la partie inférieure : l'intestin est à coup sûr endodermique, comme l'estomac dont il est souvent à peine

distinct, et l'ectoderme ne doit former le plus souvent que l'anus lui-même. Pourtant dans *Stephanoceros*, on pourrait le prendre pour un rectum d'origine proctodéale. Quand il existe un cloaque contractile, celui-ci semble bien encore chez *Notommata*, où il est cilié, n'être qu'une partie spécialisée du précédent ; pourtant Hlava l'a déclaré ectodermique chez *Conochiloides* et il serait imprudent d'affirmer qu'il n'en est pas ainsi. L'abouchement des néphridies serait peut-être une limite, mais elle couperait alors en deux cet article qui paraît homogène, et il n'est pas sûr qu'il soit plus fixe que celui de l'oviducte qui, chez les Mélicertiens, d'après le même auteur, se jette dans l'intestin même auprès de l'estomac. Zelinka n'a, d'ailleurs, rien dit de précis sur l'embryologie de cette partie.

Si nous partons du type moyen de l'Hydatine (fig. LX, *B*) nous y voyons après le mastax malléé, broyeur et préhenseur à la fois et peu distant de la bouche un très court œsophage cuticulaire, un œsophage cilié bien développé, un estomac et un intestin peu séparés, le premier étant riche en inclusions de réserve et d'excrétion en rapport avec un régime varié, souvent chlorophyllien, et chez l'Hydatine avec la prodigieuse voracité et fécondité de cette espèce. Ce type existe dans quelques Notommatidés, à peu près tous les Hydatinidés, Brachionidés, Euchlanidés, Coluridés, Salpinidés, sans autres modifications que l'individualisation dans les dernières familles de l'intestin qui devient vésiculeux, ce qui n'est dû qu'à la puissance du sphincter, et parfois le raccourcissement de l'œsophage (fig. LX, *C*).

Dans la majorité des Notommatidés, au mastax suceur ou préhenseur qui affleure la bouche correspond un grand allongement de l'œsophage cuticulaire (qui se prête sans doute mieux que le cilié, réduit par compensation, à faire circuler les aliments non broyés par le mastax). L'intestin est peu distinct de l'estomac et peu développé, mais parfois suivi d'un cloaque contractile (fig. LX, *A*). Ces caractères se conservent

dans la série pélagique des Synchætidés-Polyarthridés-Plœsomidés et dans celle des Gastropodidés où nous voyons s'ébaucher la réduction ou la suppression du rectum. *Tri-*

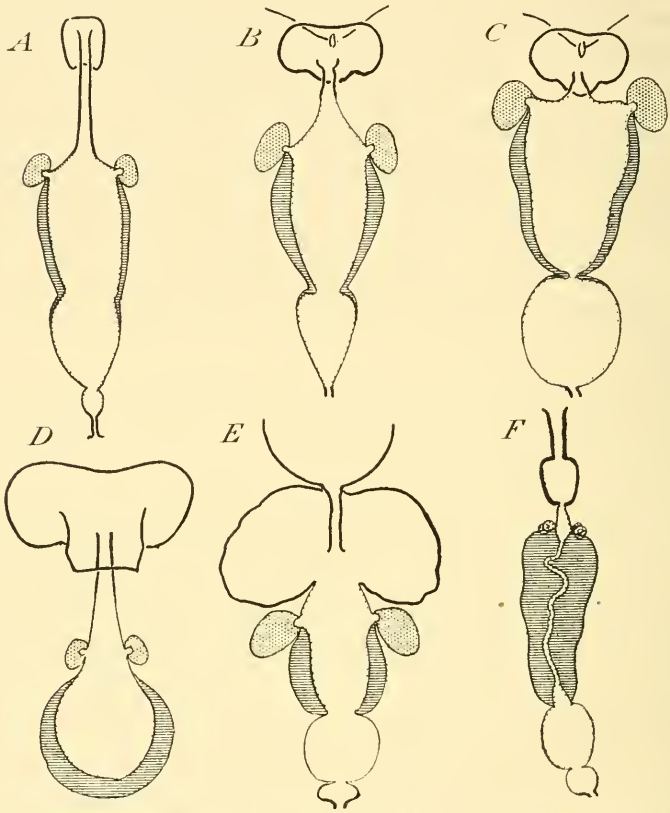


FIG. LX. Schéma des principaux types d'appareil digestif chez les Rotifères : *A, Notommata ; B, Hydatina ; C, Euchlanis ; D, Asplanchna ; E, Stephanoceros ; F, Callidina.* Le trait fort indique les parties présumées ectodermiques; les lignes de points, les parties ciliées; les hachures verticales, la partie renfermant les inclusions, le pointillé les glandes gastriques.

phylus se place à part par son œsophage cuticulaire dilatable, ce qui entraîne la disparition de la flamme vibratile, et les curieux appendices dorsaux, homologues des glandes gastriques, de son estomac. Rappelons aussi la présence de Zoochlorelles dans quatre formes appartenant à ce type, qui

entraîne la dilatation de l'estomac et la disparition des cils. Il y faut rapporter aussi les Seisoniens qui ont le mastax virgé très évolué et l'œsophage cuticulaire, mais se caractérisent par le petit nombre de cellules de l'estomac, l'absence de ciliation et l'intestin non fonctionnel ou disparu.

Tout à fait particulier dans son ensemble est le tube digestif des Asplanchnidés, chez leurs formes les plus évoluées *Asplanchna* et *Asplanchnopus* (*D*). Leur mastax incudé affleurant la bouche très dilatable est suivi immédiatement d'un vaste œsophage contractile dont l'estomac, reculant plus bas que les glandes gastriques, se réduit à n'être que le fond en cul-de-sac ; tout cela est une adaptation à la capture des proies volumineuses et cuirassées, et la disparition de l'intestin résulte de son inutilité, le rejet de leurs carapaces n'étant possible que par la bouche. Une autre conséquence est la rareté de la chlorophylle ingérée dans les parois et l'abondance par moments, comme chez tous les carnassiers, des réserves albuminoïdes liées à l'inégalité des captures.

Dans les Triarthridés et Ptérodinidés, ainsi que dans les Rhizotes Mélicertiens, nous trouvons au contraire la nutrition par petites particules amenées par les cils de l'appareil rotateur en double couronne, ce qui entraîne le mastax ramé uniquement broyeur séparé de la bouche par un canal cilié ; faible développement de l'œsophage, intestin très grand et vésiculeux avec cloaque contractile. Les caractères spéciaux des Mélicertiens sont le rejet de l'anus très haut sur la face dorsale, qui entraîne l'ouverture de l'oviducte dans l'intestin et résulte évidemment de la vie tubicole ; c'est un acheminement vers la forme en V caractéristique des Bryozoaires et de tant d'animaux fixés ou testacés. La continuité et le peu d'abondance de l'alimentation font qu'il y a peu ou pas de réserves dans l'estomac ; au contraire les grains d'excrétion y sont excessivement nombreux.

Chez la Callidine (*F*), la proportion des différentes parties appartient avec exagération au type précédent ; la longueur

du canal buccal (qu'il faut se garder d'appeler un œsophage), le développement des glandes du mastax encore plus évolué vers le type broyeur, d'ailleurs complémentaire de celui des glandes gastriques, l'isolement de l'intestin, en font foi. Mais ce qui est absolument spécial à ce groupe, c'est la structure extraordinaire de l'estomac, masse plasmodiale criblée de noyaux et de vacuoles avec un canal mince, mais dilatable, serpentant à son intérieur, et une musculature juste sous les cils qui le revêtent. Il ne paraît pas correspondre à une adaptation fonctionnelle et il serait très intéressant de l'étudier dans les deux autres familles de Bdelloïdes [chez *Microdina* Murray (**1905-1906**) dont nous avons reproduit la figure p. 251), indique l'estomac précédé d'un œsophage court (*œv*) à parois très épaisses et lumière sinueuse, assez spécial].

Chez les Floscularíens, l'appareil digestif atteint sa plus grande complexité, liée aux conditions de vie en apparence contradictoire : fixation et régime carnivore. Ce sont elles qui entraînent la disposition de l'organe rotateur et du vestibule en un véritable piège capturant la proie vivante, ce qui nécessite un jabot pour la recevoir et des mâchoires uncinées pour l'y dilacérer et préparer sa digestion qui même y commence. Le reste du tube digestif a peu de particularités sauf la réduction très grande de l'œsophage et la dilatation de l'intestin en une vésicule non ciliée (*E*). Mais il faut insister sur l'adaptation progressive que subit cet appareil par la logique de ses fonctions. Chez *Stephanoceros*, chez *Apsilus* surtout, la digestion se fait en grande partie dans le jabot où refluent les sucs digestifs, les proies volumineuses ne pouvant pénétrer dans l'estomac, et il contribue à l'absorption ; chez *Atrochus* d'après Wierzejski (**1893**), ce jabot se transforme en un véritable estomac chargé de graisse et d'inclusions absolument semblables à celles de l'estomac endodermique et qui a usurpé la plupart de ses fonctions. Il serait d'un grand intérêt de savoir si le processus d'absorption et la nature des inclusions sont absolument les mêmes ; on remarquera en tout cas que la dif-

férence d'origine blastodermique n'empêche pas la convergence des fonctions. Enfin le rapport curieux des glandes gastriques qui viennent déjà dans *Apsilus* se mettre en rapport avec le rectum et qui chez *Atrochus* forment deux arcs s'appuyant sur lui par leurs extrémités. Leur structure est d'ailleurs mal connue.

Nous voyons en résumé que les variations de l'appareil digestif sont intimement liées au mode d'alimentation et par lui, joint au mode de locomotion, aux variations corrélatives de l'appareil rotateur, du pied, etc. Ces variations sont très grandes surtout pour le stomodeum qui a pour mission la capture et la mastication de la nourriture, moins accentuées, mais encore nettes, dans le reste du tube digestif. Quant à la musculature de l'estomac, dont les divers états ne sont pas tout à fait parallèles à ceux du reste, nous récapitulerons les données à son égard dans nos conclusions, vu leur intérêt au point de vue de l'Anatomie générale.

Le tube digestif chez les mâles doit être étudié à part, ses modifications n'étant nullement parallèles à celles du tube digestif des femelles correspondantes, dont il dérive toujours par régression. On peut dire que l'immense majorité des mâles de Rotifères n'a aucun tube digestif, mais présente à la place un tractus oblique en bas et en arrière qui part de la région buccale et va s'étaler dorsalement sur le testicule. Les mâles d'*Hydatina* et d'*Euchlanis* en sont de bons exemples ; chez d'autres il est moins visible vu la taille plus petite. Ses rapports font de ce tractus un dernier rudiment du tube digestif comme la chose devient nette quand on suit les stades de la régression. Après *Rhinops vitrea* et *Proales Wernecki* qui ont seuls, en dehors des Seisoniens, un tube digestif avec mastax complet et semblable à celui de la femelle, mais déjà en voie de régression et non fonctionnel dans le second (voir Rothert, **1896** et Rousselet, **1897***a* et *c* ; à citer aussi un Notommatidé observé par Wesché, **1902** qu'il n'a pu rapporter à son espèce), on trouve le cas d'*Eosphora digitata* Ehrbg. décrit et figuré par

moi (**1905***a*), où il existe un sac creux, à parois minces et non fonctionnel, mais où on distingue une partie supérieure à côtés épaissis qui semble le mastax, le reste étant tout l'intestin endodermique.

Plus curieux encore est celui d'*Asplanchna amphora* Huds. qui n'avait pas encore été signalé : on trouve dans la cavité du corps une masse fort développée qui laisse reconnaître, au moins dans certains individus, les contours d'un tube digestif : estomac, intestin et glandes gastriques, mais le tout d'une seule pièce et sans cavité, formé de protoplasma homogène et massif, parsemé de noyaux. Il est remarquable qu'il n'existe rien entre les glandes gastriques et la couronne ; le stomodeum ne s'est ici pas formé. D'ailleurs, chez d'autres espèces, on voit parfois dans le tractus protoplasmique des vacuoles ou des inclusions qui rappellent l'estomac ; j'ai même vu dans un mâle d'Hydatine au milieu de celui-ci une flamme ondulante qui représentait certainement celle de l'œsophage.

Il faut mentionner spécialement une petite vésicule qui occupe d'une façon à peu près constante chez tous les mâles, l'extrémité inférieure de ce tractus, accolée dorsalement au testicule. On la reconnaît du premier coup d'œil à son contenu parsemé de grains inégaux, réfringents, opaques par lumière transmise, parfois cristalloïdes (j'ai constaté un beau cristal tabulaire chez un mâle d'*Euchlanis dilatata*), se dissolvant rapidement dans tous les réactifs. Il est aisé de les reconnaître pour des produits d'excrétion rectale semblables à ceux de la jeune femelle de *Stephanoceros ;* ils existent d'ailleurs aussi chez beaucoup de femelles à la naissance, comme l'ont noté les auteurs et sont rejetés ensuite, ce qui n'a pas lieu chez les mâles la vésicule étant close. Chez *Stephanoceros* la présence de semblables formations même à l'état adulte établit le passage avec les faits d'excrétion intestinale exposés dans ce travail. Il n'y a pas lieu de s'étonner de la voir exister avant la naissance, son origine devant être la désassimilation du vitellus. Leydig (**1854**) avait déjà parfaitement reconnu la nature de cette for-

mation, et nous devons le justifier des critiques de COHN (**1856**) et PLATE (**1886*b***) qui y voient du vitellus non digéré. D'après COHN (**1858**), ces grains disparaîtraient chez le mâle d'*Euchlanis* quelque temps après la naissance ; ils seraient dans ce cas dissous plutôt que rejetés au dehors.

CHAPITRE XVIII. — La digestion et l'excrétion intestinale chez les Rotifères ; comparaison avec les différents groupes d'Invertébrés.

Il est superflu de résumer encore une fois ici le fonctionnement de l'estomac tel que nous l'avons étudié chez l'Hydatine, et que l'étude des différentes formes, où il semble ne différer que par de très petits détails nous a permis de généraliser et d'étendre. Mais il est nécessaire de mettre ces faits en parallèle avec les données plus histologiques qu'histo-physiologiques en général, que nous possédons sur d'autres Invertébrés et qui s'en trouveront éclairées. Nous nous en tiendrons bien entendu dans chaque groupe aux travaux les plus récents, ne pouvant présenter et discuter la littérature entière du sujet (1).

Tout d'abord nous mettrons à part, aussi bien que les Protistes, les Spongiaires, Cœlentérés et Platodes où la digestion est connue surtout depuis les travaux de Metchnikov et de ses élèves comme *intracellulaire*, les aliments plus ou moins fragmentés étant ingérés par l'épithélium intestinal à l'aide de pseudopodes ou de toute autre façon et subissant l'action des diastases digestives à l'intérieur du protoplasma. Aucun fait, nous l'avons vu, ne permet de croire qu'il puisse en être de même chez aucun Rotifère ; s'ils se rapprochent des Platodes plutôt que des Annélides par beaucoup de caractères embryologiques et histologiques, il n'en est pas de même pour les fonctions de l'épithélium digestif. Disons d'ailleurs que la démarcation

(1) On trouvera une bibliographie générale dans VON FÜRTH (**1902**) et JORDAN (**1907 *a***).

qu'on avait cru pouvoir établir à ce point de vue entre deux groupes de Métazoaires tend à s'atténuer : JORDAN notamment (**1907***b*) vient de prouver, contrairement à MESNIL (**1901**), l'existence d'une ébauche de digestion extra-cellulaire chez les Actinies et nous allons voir que la réciproque tend à être admise pour les Mollusques.

Chez les Annélides, BRASIL (**1904**) rencontre dans le tube digestif de la Pectinaire des cellules à ferment et des réserves grasses très développées, pas de réserves albuminoïdes ni de corps d'excrétion. Mais ceux-ci ont été signalés souvent chez d'autres Annélides depuis Claparède ; il est vrai que JORDAN (**1904***a*) considère comme le dernier état des cellules à ferment celles que DARBOUX (**1899**) décrivait dans les cœcums de l'Aphrodite comme cellules d'excrétion, mais si les injections physiologiques prouvent peu, la nature des concrétions et leur rejet dans la lumière sont des faits qu'on ne saurait méconnaître et qui ne contredisent pas d'ailleurs l'origine attribuée aux cellules par JORDAN. EISIG chez les Capitellides (**1887**) et MALAQUIN chez les Syllidiens (**1893**) ont indiqué des grains fort analogues à nos grains d'excrétion.

Chez les Mollusques, nous allons trouver des rapports plus intéressants. C'est bien entendu avec l'hépato-pancréas qu'il faut comparer l'estomac des Rotifères, étant suffisamment prouvé que, là aussi bien que chez les Crustacés, et chez les Vers au début de sa différenciation (Aphrodite), il est organe d'absorption autant que de sécrétion et représente un agrandissement de la surface de l'intestin moyen en vue de ces fonctions, le canal proprement dit n'ayant guère qu'un rôle vecteur. Chez l'Escargot, BIEDERMANN et MORITZ (**1899**) attribuent la sécrétion des ferments à certaines cellules du foie Secretzellen = Fermentzellen, Keulenzellen) renfermant des concrétions colorées qui ne sont expulsées qu'à l'état dissous, à d'autres (Resorptionszellen = Leberzellen, Körnerzellen) remplies de globules albuminoïdes, de glycogène et de graisse, la fonction d'absorption et de mise en réserve : mais CUÉNOT

(**1899**) donne au contraire aux premières la fonction excrétrice, corroborée par les injections physiologiques et d'ailleurs mieux en rapport avec l'aspect de la sécrétion : ce sont les deux principales fonctions de l'estomac des Rotifères dissociées. Si les « Leberzellen » excrètent les ferments ou mettent en réserve les albuminoïdes est encore douteux, d'après le travail d'Enriques (**1902**), les aliments (Ulves) subissent dans l'estomac de l'Aplysie des transformations qui rappellent étrangement celles que nous avons décrites : brunissement des cellules à chlorophylle et désagrégation en grains, qui pénétreraient ensuite dans les cellules en raison de la fluidité particulière du protoplasma plutôt que par phagocytose, puis seraient rejetés dans la lumière pour passer dans les fèces. On ne peut s'empêcher de penser que les figures de l'auteur, qui ont la plus grande analogie avec les nôtres, peuvent recevoir une toute autre explication : la chlorophylle imbibant les cellules à l'état diffus, puis condensée en grains et rejetée dans la lumière ; il n'est pas sûr du tout que le chloroleucite bruni par le suc intestinal acide (à l'inverse de ce qui existe chez les Rotifères), et le grain brun inclus dans la cellule puis expulsé par elle soient la même chose. Ces observations ne suffisent pas à prouver la digestion intracellulaire chez un Mollusque ; l'auteur dit, il est vrai, avoir vu chez une Limnée les parois cellulosiques également incluses dans la cellule, et le fait que Biedermann et Moritz, non plus que les auteurs ultérieurs, n'ont trouvé aucune propriété protéolytique au suc gastrique bien que l'animal digère fort bien les albuminoïdes, semble impliquer l'existence de celle-ci. Enriques indique en dehors de ces cellules des cellules sécrétrices à grosses gouttes, qui semblent former un ferment et se rapprocheraient plutôt des glandes gastriques, des cellules sécrétrices à petites gouttes et des cellules réfringentes qui renferment des réserves paraissant constituées par des hydrates de carbone.

La digestion intracellulaire, ou du moins la pénétration de corps figurés dans les cellules, par contre, a été bien dé-

montrée chez la Moule par List (1902) qui vit l'encre de Chine mêlée à l'eau se condenser dans des vacuoles existant dans la plupart des cellules et qui renferment normalement des grains de coloration variable suivant la nourriture ; elles sont rejetées ensuite dans la lumière, et la cellule entière finit par se détruire et tomber ; le tournesol vire au rouge dans certaines seulement. Une autre espèce de cellules qu'il considère comme servant au remplacement correspond sans doute d'après son aspect aux cellules à globes albuminoïdes de l'Escargot. Enfin chez le Poulpe, Cuénot (1907), décrit des *cellules vacuolaires* dont la vacuole, très grande, renferme des grains colorés et qui fixent avec intensité certains colorants injectés dans le sang, des *cellules à boules* avec des grains safranophiles et souvent aussi une vacuole renfermant un magma jaune et des cristaux. Les unes et les autres vacuoles sont rejetées entières dans la lumière ; il s'agit là d'un processus tout à fait comparable à notre excrétion intestinale, et paraissant éliminer plusieurs sortes de produits. L'auteur admet bien qu'il ne s'agit pas d'une diastase. Quant aux boules basophiles, l'expérimentation seule pourra dire s'il s'agit de ferments, ou de réserves comme dans l'estomac des Rotifères.

Il faut encore rappeler ici la question de la chlorophylle hépatique (entérochlorophylle de Mac Munn, 1899) de l'Escargot, que Dastre (1899) a bien montré provenir de la nourriture et qui est retenue avec une grande énergie par les cellules qui ne s'en débarrassent que très à la longue. Phénomène somme toute de même ordre que l'imbibition des cellules de l'estomac par ce pigment végétal que nous avons constatée.

Fort analogues aux précédentes sont les données de Guieysse (1907) sur le foie des Malacostracés qui renferme d'abord des *cellules à grande vacuole*, celle-ci contenant un magma amorphe semblable au contenu intestinal. Elles fixent certains colorants injectés. L'auteur admet que les aliments ingérés y parviennent, peut-être par phagocytose, pour y subir un complément de digestion, puis que les aliments inassimilables joints peut-

être à une excrétion de la cellule, sont rejetés dans la lumière par décapitation de celle-ci ou transsudation. Il n'appuie d'ailleurs cette manière de voir d'aucune expérience, et nous serions portés à croire plutôt, par analogie, que la vacuole ne renferme que des produits d'excrétion. En outre, des cellules simples, qui renferment des grains de sécrétion basophiles, avec une série de formations : ergastoplasma, parasomes, etc., qui semblent en rapport avec leur élaboration conformément aux théories récentes. Là encore leur nature n'est pas nette. Il faut d'ailleurs remarquer que dans les deux groupes on doit s'attendre à trouver les grains de ferment dans le foie, puisqu'il n'y a pas d'autres formations pouvant les recéler, et que celui-ci correspond à la somme de l'estomac et des glandes gastriques des Rotifères. Mentionnons en passant les Isopodes, étudiés très à fond par Murlin (**1902**), dont l'histologie est si particulière avec leur épithélium plasmodial et ses énormes noyaux déformables : l'auteur cité a pu déceler de très fins granules qu'il regarde comme un ferment près de ceux-ci et des grains d'absorption près de la basale qui sont, vu leur facile solubilité, non des réserves très stables, mais des protéoses et des peptones en voie de passage. L'hépato-pancréas sécréterait des grains de ferment peu colorables.

Des Insectes, il y a peu à dire car, fait assez bizarre, nous ignorons encore chez eux le lieu de sécrétion des diastases digestives et le mode de l'absorption. Les cristalloïdes de nature protéique étudiés dans le protoplasma et le noyau par Biedermann (**1898**), Léger et Duboscq (**1899**), (également chez les Isopodes par Guieysse) paraissent des réserves, bien qu'ils ne disparaissent pas complètement par l'inanition. Mentionnons enfin d'après Bernard (**1893**), la présence chez tous les Arachnides de grains d'absorption basophiles très abondants qui de l'intestin passeraient dans le péritoine.

En somme dans les deux vastes groupes des Crustacés et des Mollusques, et à des degrés divers dans les autres Invertébrés qui ont été moins étudiés, le processus histophysiologique

de la sécrétion concorde dans ses grandes lignes avec celui des Rotifères dont l'étude qui, grâce à la transparence du vivant, a pu être plus dynamique, vient à son tour confirmer et éclairer la leur. L'ensemble de l'intestin moyen (intestin proprement dit et ramifications de l'hépato-pancréas qui ont le rôle principal dans les Crustacés et Mollusques, glandes gastriques et estomac chez les Rotifères) présente :

1° Une fonction de sécrétion, représentée par des grains de ferment plus ou moins basophiles et solubles, dans des cellules spéciales en général.

2° Une fonction d'absorption ; celle-ci se fait en général à l'état dissous, la digestion intra-cellulaire qui n'existe pas chez les Rotifères est très improbable chez les Arthropodes et Annélides, bien qu'elle paraisse exister dans certains cas chez les Mollusques. La mise en réserve d'aliments, surtout albuminoïdes, dans les cellules endodermiques même, est vraisemblable chez tous les groupes à des degrés divers quoiqu'on ne l'ait en général démontrée nulle part, faute d'une véritable expérimentation ; chez les Rotifères, elle a un développement et une constance remarquables. Mais il y a une raison à cela, c'est qu'ils n'ont aucun organe de réserve comparable au tissu conjonctif qui joue ce rôle chez les animaux supérieurs. Le glycogène que renferme certains de leurs organes semble en rapport surtout avec la motilité, et il n'est donc point étonnant que leur estomac mette en réserve lui-même les substances qu'il absorbe pour les restituer au fur et à mesure des besoins.

3° Une fonction d'excrétion, sous forme de grains, parfois cristallins, souvent dans des vacuoles, qui sont rejetés isolément ou avec une partie de la cellule. Le rôle excréteur de l'intestin moyen, affirmé par de nombreux auteurs surtout depuis la vogue des injections physiologiques, a été nié naturellement par Jordan qui conteste la valeur de cette méthode. Ce n'est pas le lieu ici de traiter des injections physiologiques, sujet sur lequel je n'aurais d'ailleurs aucune compétence. J'avoue que je m'associerais assez volontiers aux objections

de principe faites à la méthode par DELAGE (**1902**) et auxquelles JORDAN (**1904** *b*) a donné une base expérimentale. Elle ne suffit pour moi pas à entraîner la conviction car tout ce qui fixe un colorant (et les résultats varient suivant le colorant et l'animal), n'est pas excréteur, et ce qui ne le fixe pas peut l'être : la preuve en est dans le fait que je n'ai jamais pu faire fixer à l'estomac des Rotifères aucun des colorants (carminate d'ammoniaque, carmin d'indigo, fuchsine, vésuvine, iodgrün, saccharate de fer), employés par les différents auteurs ; j'ai réussi par contre avec le tournesol (voir p. 312). Quant au neutralrot, s'il fallait considérer comme excréteur ce qu'il colore, tous les organes le seraient plus ou moins.

En tout cas, la question de l'excrétion intestinale est bien distincte de celle-là, et celle-ci suffisamment prouvée par le rejet dans l'intestin de déchets amorphes ou cristalloïdes, passant dans les fèces sans altération. Beaucoup d'auteurs, notamment CUÉNOT, l'avaient observé ailleurs ; je l'ai mis hors de doute chez les Rotifères. A noter chez ceux-ci un cas particulier de cette fonction, le rejet de la chlorophylle digérée, qui n'avait pas encore été soupçonné bien que son existence au moins chez les Mollusques soit très vraisemblable. On peut dire il est vrai qu'il n'y a pas là la preuve d'une excrétion de substances provenant du reste de l'organisme, et que seule est prouvée en général la séparation immédiate de substances n'y ayant point encore pénétré. Enfin l'existence de cette excrétion intestinale à l'état larvaire, alors qu'il n'y a pas eu d'autre nourriture que le vitellus, est particulièrement nette chez les Rotifères. Il existe peut-être quelque chose de pareil chez le nauplius des Copépodes où CLAUS (**1858**) avait vu des formations qui ont été très justement rapprochées de celle-ci.

A la constance des fonctions et des inclusions qui les représentent s'opposent dans les diverses classes la variabilité de leur répartition dans les cellules et dans les parties de l'intestin moyen, (la fonction de réserve et celle d'excrétion sont le plus souvent séparées dans les autres groupes) ainsi que le

fonctionnement des cellules qui chez le Rotifère semblent durer autant que la vie de l'animal, abandonnant leurs produits sans s'user elles-mêmes, tandis qu'ailleurs, elles sont le plus souvent holocrines, tombent en entier ou partiellement avec eux, s'usent et se renouvellent incessamment. Si nous supposons au contraire que l'animal se débarrasse non de certaines cellules, mais en bloc de l'estomac surchargé de produits d'excrétion, nous arrivons à la formation des corps bruns des Bryozoaires, à qui la facilité de régénération liée au bourgeonnement permet d'employer ce procédé d'élimination. Ces produits figurés sont d'ailleurs fort analogues par leur couleur et leur aspect à ceux que nous avons rencontrés dans l'estomac des Rotifères.

APPENDICE

Quelques remarques sur les colorations vitales.

Je n'ai point l'intention de rappeler ici la vaste bibliographie de ce sujet, que je discuterai prochainement à une autre occasion; je voudrais simplement présenter quelques réflexions que suggèrent les faits énoncés dans ce travail et ébaucher l'application à la théorie des colorations vitales de données physico-chimiques récemment acquises à la science.

Si l'histologiste familier avec les colorations *post mortem* est d'abord porté à demander aux colorations vitales ce qu'il a coutume de demander à celles-ci, quiconque a lu les pages précédentes ou connaît la littérature sait déjà qu'elles ne sauraient se prêter à la mise en évidence élective d'éléments de la cellule bien définis morphologiquement et chimiquement. Nous en avons donné des exemples fort nets à propos de la physiologie de l'estomac, où les grains de réserve comme les grains d'excrétion dont les séparent toutes les réactions histo-chimiques peuvent prendre le neutralrot, mais ne le prennent que quand

ils sont en voie d'élaboration ou de digestion (1). Un autre exemple classique est celui des bactéries et autres corpuscules, même inertes (RENAUT, **1907**, a observé ce phénomène sur des grains de lycopode), ingérés par les leucocytes ou les Infusoires et qui, comme l'ont bien mis en évidence PLATO (**1900**) et NIRENSTEIN (**1905**) en particulier, prennent le colorant avec force tant qu'ils sont dans la vacuole alimentaire, à un certain stade de son évolution seulement, et le perdent dès qu'ils en sont sortis comme ils ne le prenaient pas avant leur ingestion. La coloration vitale ne caractérise pas un élément donné, mais un état donné de certains éléments.

De plus elle ne dépend pas que de l'élément seul, de ses affinités chimiques ou physiques propres comme dans la coloration *post mortem*, elle dépend du milieu où il est plongé, constitué par la cellule que doit traverser le colorant, dont on peut pratiquement faire abstraction dans la coloration d'un frottis ou d'une coupe imbibables dans leur totalité et pour lesquels le milieu est le bain colorant lui-même. Comme tout phénomène vital, elle dépend de l'ensemble de l'être ou de la cellule vivante, ce qui a pour conséquence habituelle et bien connue la décoloration des éléments ainsi colorés dès que la mort survient. C'est au fond une tautologie de le dire : si l'élément se colorait par ses propres affinités, la coloration se ferait aussi bien *post mortem*, comme celle de certaines gaînes de Rhizotes ou de la cuticule du mastax par le Congo, qu'on ne saurait proprement qualifier de vitale bien qu'elle ait lieu pendant la vie. Si elle ne se prête pas à mettre en évidence dans tous les cas un élément donné, le noyau par exemple, comme la coloration histologique, elle pourra par contre déceler des phénomènes dynamiques qui seraient inaccessibles à celle-ci : nous avons pu suivre ainsi des modifications du produit sécrété dans le sac rétro-cérébral que les coupes ne laissaient pas même soupçonner.

(1) WALLENGREN (1902) a vu aussi les trichocystes des Paramècies ne se colorer que quand ils sont digérés au cours de l'inanition.

Nous retrouvons naturellement dans la théorie des colorations vitales les diverses tendances qui se sont fait jour dans celles des teintures courantes. Si l'idée d'une véritable combinaison chimique du colorant et du coloré, soutenue surtout par Heidenhain pour celles-ci, n'a guère été appliquée à ces phénomènes parce qu'elle rend mal compte de leur fugacité et de leur disparition lors de la mort, la conception purement physique de Fischer qui rattache les colorations à de simples phénomènes de diffusion, de solubilité, etc., a été brillamment soutenue pour eux par Overton (**1900**), Höber (**1901**), etc. Une autre théorie admet que le colorant a pénétré partout, mais est redevenu invisible en certains points, par le fait d'une réduction à l'état de leucodérivé en général ; c'est celle de Plato (**1900**) et de Ruzicka (**1905**), pour ne citer que les plus récents.

Sans entrer dans une discussion approfondie des faits et des théories, je voudrais simplement montrer qu'il y a un autre ordre de phénomènes, tout récemment étudié et déjà appliqué à l'étude des teintures industrielles et histologiques, qui se prêterait à merveille à l'interprétation des colorations vitales. Je veux parler des données actuelles (1) sur le signe électrique des colloïdes, leur précipitation et leur stabilisation réciproque ou par les électrolytes : acides, alcalis, sels à ions plurivalents surtout ; on sait que la plupart des colorants synthétiques se présentent à l'état colloïdal et qu'on a déjà tiré parti de ces faits pour expliquer notamment les phénomènes de mordançage. La réversibilité de ces phénomènes, leur modification rapide par un changement dans le milieu, qui les éloignent des phénomènes de combinaison chimique, les rapprochent au contraire des colorations vitales encore plus que des colorations *post mortem*. Une expérience que j'emprunte à Henri (**1905**), (voir aussi Larguier des Bancels, **1908**) me paraît donner la clef de beaucoup des faits déjà cités : une feuille de gélatine, colloïde négatif, plongée dans une solution de bleu d'ani-

(1) Voir Henri et Mayer (**1904**).

line, également négatif mais moins stable, ne se colore pas; si on y ajoute un sel de métal bivalent, qui précipite le second, on observe aussitôt une forte coloration. Si donc le milieu cellulaire renferme en certains points certains corps, colloïdes ou électrolytes, qui diminuent la solubilité du neutralrot (1), celui-ci pourra se précipiter sur certains éléments, et sur ceux-là qui, étant plus ou moins de même signe, se prêteront à l'absorber : il y a bien, comme le disait Overton, solubilité différente du neutralrot dans les éléments colorés et incolores, mais celle-ci n'est pas d'ordre purement physique et dépend des moindres modifications dans la composition des uns et des autres en même temps que de leur action réciproque.

Si le milieu vient à se modifier ou les granules à en sortir, l'équilibre réalisé, et à coup sûr infiniment complexe vu le nombre des corps en présence dans la cellule, sera rompu et le neutralrot repassera en solution.

On observe un cas de ce genre absolument net dans les expériences de Nirenstein qui a montré que les aliments ingérés par une Paramécie prenaient fortement le neutralrot au moment où la réaction de la vacuole est acide (2° temps de la digestion), se décoloraient au second temps où elle redevient alcaline ; l'agglutination et la séparation des particules, la précipitation et la redissolution d'une sorte de mucus sécrété dans la vacuole, s'accomplissent en même temps et paraissent dues à la même cause. Ici l'acide a joué nettement le rôle du mordant. De même aussi s'expliquent très simplement par une différence de réaction ou de composition du milieu interne les faits curieux observés par Plato : les inclusions des leucocytes sont colorées quand elles passent dans le granuloplasme, incolores dans l'hyaloplasme, parfois partiellement colorées à la limite. Enfin la coloration des globules de réserve dans l'estomac des Rotifères lors de leur digestion sera aussi

(1) Le neutralrot est un colloïde *positif;* sa solubilité, comme on le constate *in vitro*, est donc diminuée par : les colloïdes négatifs, les bases et les sels à acide plurivalent.

l'indice d'une réaction spéciale autour d'eux ; des phénomènes d'équilibre, du même genre, peut-être simplement entre colloïdes, se produisent dans les grains de sécrétion du sac rétrocérébral lors de leur hydratation, etc. Ces indications sont forcément assez vagues pour le moment, mais nous ne voulons ici qu'indiquer l'ordre de phénomènes auxquels on peut rattacher ces faits. Dans toutes nos observations, nous avons vu que les éléments qui prennent fortement le neutralrot avaient une coloration rouge plus ou moins violacée, indice d'une réaction acide que le tournesol décèle aussi sur les grains d'excrétion ; il est naturel en effet que ce colloïde positif soit surtout soluble dans les corps acides.

Un moyen expérimental de prouver l'exactitude de ces vues sera évidemment de voir les modifications subies par les colorations vitales dans des solutions acides ou alcalines, renfermant des sels à base ou acide plurivalent, des colloïdes de signe différent, etc. C'est un ordre de recherches que j'espère avoir le loisir d'entreprendre (1). Inutile d'ailleurs d'exclure complètement les anciennes théories : pour que le partage puisse se faire entre les éléments de la cellule, il faut d'abord que le colorant y ait pénétré et il y a des corps qui n'y pénètrent pas pendant la vie (Galeotti, Overton, Höber) ; la conception des lipoïdes du second auteur est fort intéressante pour expliquer ce fait (quoique les auteurs postérieurs aient fâcheusement diminué la précision du terme). Mais la simple solubilité n'explique pas tout, car beaucoup de corps qui se colorent n'ont rien de lipoïde et la coloration temporaire dans les vacuoles alimentaires y échappe absolument. L'imprégnation diffuse par une solution trop concentrée, qui entraîne en général la mort, rentre dans le même ordre de phénomènes. Enfin il est évident aussi que certaines parties de la cellule vivante

(1) Loisel (1898) a déjà montré que l'addition d'une trace d'HCl empêche la fixation du rouge Congo sur la Spongille, et j'ai fait remarquer plus haut (p. 73) que l'effet des anesthésiques usuels sur un animal coloré vitalement est de faire disparaître presqu'instantanément a différenciation, ce qui se rattache sans doute au même ordre de phénomènes.

peuvent réduire certains colorants à l'état de leucodérivés et empêcher toute coloration : avec le bleu de méthylène on a souvent des faits de ce genre, et il arrive que des animaux colorés par le brillantkresylblau et placés entre lame et lamelle se décolorent en peu de temps, ce qui n'arrive pas à l'air libre ; mais l'idée d'expliquer par ces faits les colorations précises et leurs modifications a conduit Plato et Ruzicka à des hypothèses compliquées et insuffisantes.

On a longtemps discuté si les colorants dits « vitaux » se fixaient réellement sur des éléments « vivants » ; Galeotti et Henneguy notamment ont pris position contre cette hypothèse, qui doit pourtant être tranchée par l'affirmative car la coloration de bactéries ingérées par les leucocytes mais encore capables de se multiplier (Plato), celle du noyau bien vivant et se décolorant lors de la mort (Przesmycki) est acquise. Cette coloration du noyau est d'ailleurs assez exceptionnelle en dehors de conditions spéciales (animal en train de mourir, comme je l'ai vu moi-même souvent, leucocyte ingéré par un autre d'après Plato) qui modifient sans doute l'équilibre habituel des colloïdes. Il faudrait d'ailleurs se demander à quoi l'on reconnaîtra dans une cellule les éléments réellement « vivants », tous participant plus ou moins aux échanges de matière et d'énergie ; s'il est certain qu'un globule de réserve l'est moins qu'un chromosome, il serait difficile de trouver une limite précise entre les deux cas. Qu'y a-t-il donc de proprement « vital » dans les phénomènes physico-chimiques auxquels nous avons fait allusion ? Il y a précisément cet équilibre complexe de colloïdes et d'électrolytes séparés bien qu'en présence dans les différentes parties de la cellule, équilibre maintenu au cours de la vie par l'ensemble des réactions physiques et chimiques infiniment compliquées qui reforment et détruisent les corps, et dont la mort n'est au fond que la cessation : aussitôt qu'elle est survenue, les électrolytes diffusent et s'égalisent entre les parties de la cellule et le milieu ambiant, les colloïdes se précipitent où ils sont ; la dégradation délicate des

états électriques ayant complètement disparu, la décoloration ou la coloration en bloc se produisent. C'est dans cette voie qu'il faut chercher l'explication des très curieuses données de Ruzicka (**1905**) sur l'action simultanée du neutralrot et du bleu de méthylène, le premier ne se fixant que sur les éléments vivants, le second sur les morts : l'action réciproque de deux colorants colloïdes doit d'ailleurs d'après la théorie amener des modifications intéressantes. Les colorations vitales, bien employées, peuvent donc nous fournir un moyen très subtil d'analyse des phénomènes essentiels de la vie cellulaire que nous ne pourrions atteindre d'aucune autre façon.

CONCLUSIONS

Nous avons déjà résumé les diverses subdivisions de ce travail en autant de chapitres généraux (seconde partie, chap. XIII et XIV, troisième partie, chap. VII, XVII et XVIII), sans parler de ceux de la première partie. Nous nous bornerons donc ici à rappeler ses résultats les plus importants sous deux chefs principaux, selon leur portée pour la connaissance du groupe en lui-même ou pour l'anatomie et la physiologie générale.

1° Résultats relatifs a l'anatomie comparée des Rotifères, leur systématique et leur phylogénie.

Nous nous sommes efforcés d'établir pour les formations glandulaires comme pour les formations ciliées de l'ectoderme les diverses étapes de leur différenciation progressive : la mise en évidence des glandes accessoires du pied chez les Ploïmes, l'étude détaillée de la sécrétion de la gaîne chez les Rhizotes d'une part, l'histologie de la couronne et les caractères des cils dans les diverses formes d'autre part, en ont été les points les plus nouveaux en dehors de l'étude de l'appareil rétro-cérébral.

Pour celui-ci, qui n'avait encore été que signalé dans les espèces où il est le plus visible sans que personne l'eût réellement interprété, nous avons démontré sa nature : il s'agit d'une glande primitivement paire, différenciation de l'ectoderme apical, subdivisée chez les formes les plus évoluées en un sac à contenu vacuolaire, vitalement colorable, et enveloppe musculaire, et une glande à sécrétion acidophile, mucinoïde, dont les fonctions paraissent assez complexes; probablement excrétrice, elle joue certainement dans quelques cas, un rôle dans la vision, surtout par les corpuscules réfringents qui peuvent se trouver à son intérieur. Enfin, nous l'avons démontrée au moins à l'état rudimentaire chez un grand nombre de formes appartenant à la majorité des familles et nous avons établi que tous ses caractères sont ceux d'un organe bien développé chez les ancêtres des Rotifères et primitivement commun à tout le groupe, mais en voie de régression, ce qui était en aucune façon soupçonné.

Pour le mastax, nous avons développé et précisé les données déjà anciennes de Gosse, décrit un certain nombre de types qui ne l'avaient pas été et étudié complètement les rapports des pièces avec la lumière, la musculature, les formations glandulaires, et les formations sensitives qui n'avaient jamais été aperçues. Parmi les faits nouveaux relatifs au mastax nous pouvons citer : le fonctionnement du mastax virgé dont le rôle suceur était à peine soupçonné et que la découverte du piston et de son muscle moteur est venu expliquer et confirmer ; celui du mastax incudé qui était connu mais dont les véritables rapports avec le type moyen, et le type forcipé, qui lui ressemble tant d'abord, n'avaient jamais été expliqués; la démonstration que dans le mastax ramé les pièces qui subsistent presque seules au terme de l'évolution ne sont pas les rami, mais les unci, etc. De même pour le reste du cube digestif la distinction nette de l'œsophage cuticulaire et de l'œsophage cilié dont l'origine embryologique n'est probablement pas la même, la découverte chez des Ploïmes du genre *Notom-*

mata d'une vessie contractile formée par le cloaque dans son entier, ce qui n'était connu que des Rhizotes et Bdelloïdes, etc.

Mais j'attache plus d'importance qu'à ces points de détail aux corrélations que je me suis efforcé d'établir entre les divers organes étudiés et avec le degré d'évolution et les conditions où vit l'animal, car elles permettent de fonder la systématique générale et la morphogénie du groupe. Les variations de l'appareil rotateur et du mastax à partir du type moyen simple constitué par la plaque buccale et la ceinture circumapicale tapissée de cils homogènes pour l'un, par le mastax malléé avec son uncus pluridenté et ses mouvements dans deux plans pour l'autre, se déduisent exactement du mode de locomotion joint au mode d'alimentation. Chez les formes carnassières, le mastax se différenciera vers la préhension, par persistance d'un seul mouvement et d'une seule dent formant pince, ou vers la succion par formation d'un piston qui n'est que le plancher buccal et d'un corps de pompe que constituent les autres pièces atrophiées et immobiles, il sera suivi d'un long œsophage à mouvements péristaltiques et l'estomac sera riche en réserves albuminoïdes. S'il s'agit de formes benthiques, elles conserveront une ciliation homogène de l'appareil rotateur et une plaque buccale qui s'exagérera et pourra même subsister seule chez les plus exclusivement rampantes ; s'il s'agit de formes pélagiques, la couronne inutile à l'ingestion des aliments, aura tendance à se réduire à un seul cercle ciliaire ; bien entendu la réduction ou la suppression du pied est un phénomène corrélatif. S'il s'agit enfin de formes fixées, il faudra une transformation de l'appareil rotateur en un véritable piège pour la capture des proies et un mastax dilacérateur dilaté en un vaste jabot, qui les appropriera à la digestion et où celle-ci pourra même commencer. Chez les formes nourries de particules en suspension, le mastax, précédé d'un vestibule cilié, multipliera les dents de ses unci et finira par se réduire aux surfaces broyantes de ceux-ci ; l'estomac sera pauvre en réserves. L'appareil rotateur conservera, même chez les formes

pélagiques, la ciliation fine de la bande et de la plaque qui amènent ces particules à la bouche, mais y adjoindra un cercle ciliaire différencié qui assure la progression (ou l'adduction des particules jusqu'à portée de la précédente chez les fixés), et qui peut d'ailleurs se réaliser aux dépens de parties diverses de l'appareil rotateur et avec des caractères histologiques différents.

Il résulte de ce qui précède qu'on peut établir un groupement rationnel des familles et des genres, qui n'avait été entrevu que par Wesenberg-Lund et que nous avons exposé dans la première partie (chap. II et tableau p. 41), mais à condition d'éviter de conclure à des parentés réelles sur la vue des convergences que produisent infailliblement d'après ce qui vient d'être dit des conditions d'existence identique. La famille des Notommatidés est sans doute celle qui est la plus rapprochée des formes ancestrales, quoique l'adaptation à la vie rampante pour l'appareil rotateur, à la préhension ou à la succion pour le mastax aient produit des différenciations spéciales. A partir d'elle, on peut tracer des séries divergentes sur lesquelles nous ne revenons pas ici. Au point de vue de la position systématique des Rotifères, la critique des faits anatomiques et embryologiques nous a conduit à l'idée qu'il était superflu de les réduire aux formes larvaires des groupes voisins, les caractères de la ciliation, qui montrent là encore une convergence, pouvant s'expliquer par des causes mécaniques simples et n'impliquant pas plus qu'à l'intérieur du groupe une parenté réelle. De même pour le mastax : ses rapports avec les armatures buccales d'Annélides et de Mollusques sont plus superficiels que réels et l'on peut concevoir aisément sa dérivation à partir d'un pharynx triradié fréquent chez les Vers. Les Rotifères, qui pour la plus grande partie de leur organisation sont au niveau de différenciation des Platodes et non des Annélides, n'ont d'affinité génétique étroite avec aucun des groupes voisins (sauf les Gastrotriches) et représentent un rameau spécialisé détaché sans doute de très bonne heure de la souche commune (voir le tableau p. 58).

2° Résultats relatifs a l'histologie, la cytologie et la physiologie générales

Les principaux points que nous ayons touchés se rapportent aux cils vibratiles, aux fibres musculaires, à la digestion dans l'intestin moyen et à la fonction sécrétrice et glandulaire en général. Pour les cils, nous avons mis en évidence toute une série d'étapes instructives de leurs différenciations. Aucun cil de Rotifère ne réalise le schéma complet de l'appareil ciliaire qui a été construit d'après l'histologie des animaux supérieurs, avec bulbe, bâtonnet, grain basilaire et racine. Au niveau le plus bas nous trouvons les cils de l'estomac, simples filaments protoplasmiques déliés et fluides, sans aucune différenciation à leur base, qui se confondent et diffluent avec une extrême facilité malgré la régularité de leurs mouvements aussi grande que celles de cils bien évolués. Ils sont souvent très acidophiles. Pourtant ils sont déjà plus individualisés dans l'intestin et prennent une disposition toute particulière dans les curieux cils fasciculés de l'intestin d'*Euchlanis piriformis* qui partent par bouquets d'une pièce basale commune. Ceux qui constituent la flamme œsophagienne ont des grains basaux plus ou moins fusionnés. Dans la couronne, nous trouvons les étapes suivantes de l'évolution : les cils courts, en brosse, des ciliations uniformes dans les bandes et plaques indifférenciées sont bien distincts, basophiles, dépourvus de formations basilaires, mais traversant un mince plateau acidophile; très curieuse et tout à fait spéciale, bien que connue aussi sur le pharynx des Triclades, est leur insertion sur une mince couche protoplasmique, expansion de corps cellulaires distants. Les racines n'apparaissent que dans les cas des formes à pseudotrochus où il existe un coussinet protoplasmique nucléé immédiatement sous les cils les plus longs, où elles peuvent s'enfoncer, et atteignent un haut degré de développement dans les cils composés ou membranelles de l'Hydatine où elles ont l'aspect du cil lui-même,

simplement interrompu à la surface de la cellule par un renflement basilaire fusionné à celui des voisins.

Chose curieuse, il n'existe absolument pas de racines sous les cils aussi forts et aussi actifs, bien que simples, du trochus des Mélicertiens et formes analogues, ni sous les cils très rigides des bras de *Stephanoceros* qui possèdent aussi un épaississement basilaire, sans doute parce que les uns et les autres sont insérés sur une très mince couche protoplasmique. Tout ceci nous montre combien il faut hésiter à généraliser la notion des organes cellulaires que nous fournit l'étude des animaux supérieurs, et quelle variété ils peuvent présenter dans un même groupe inférieur d'Invertébrés.

On peut en dire autant de la musculature propre des organes glandulaires, surtout du sac rétro-cérébral, et du tube digestif. Bien que je n'aie pu pousser son étude aussi loin que je l'aurais voulu, il est certain qu'au moins dans le mastax des muscles qui présentent une haute différenciation (strie Z) n'ont aucun noyau propre et ne sont que des fibrilles noyées dans le même protoplasma indifférent qui fournit les différenciations cuticulaires et sensorielles. Dans l'estomac comme dans le sac, bien qu'ayant souvent des noyaux et même des corps cellulaires propres, les fibres musculaires paraissent pourtant isolées secondairement du protoplasma glandulaire et non fournies par un mésenchyme adventice. Dans le cas si bizarre des Bdelloïdes où elles sont situées sous la lumière de l'estomac plasmodial, elles appartiennent bien en propre à son protoplasma et nous avons pu en concevoir l'origine à partir de l'ectoplasme différencié qui entoure les cellules stomacales d'*Euchlanis piriformis*. Entre celui-ci et les fibrilles striées, existent chez cette espèce et l'*E. dilatata* tous les intermédiaires, ce qui nous permet de nous demander si la striation musculaire, au lieu d'être une différenciation postérieure à l'apparition des fibrilles, ne pourrait pas dans certains cas l'accompagner et même pour ainsi dire la précéder : il en est ainsi si l'on considère comme sa première ébauche les ponctuations basophiles sans

aucun ordre de cet ectoplasme. On fait parfois dériver la fibrillation des plasmas contractiles d'une régularisation dans un sens donné du réticulum des plasmas indifférenciés (voir PRENANT **1904-05**;) si l'on suppose que les nœuds de ce réseau soient devenus auparavant basophiles, la striation simple se trouvera réalisée par ce processus simultanément à la fibrillation, ou même avant (dans le sac rétro-cérébral des *Euchlanis* la striation est beaucoup mieux marquée que la fibrillation).

A côté de cela les fibrilles que forme le protoplasma de beaucoup de tubes digestifs, des bras du Stephanoceros, etc., sont uniformément basophiles et ne paraissent pas striées.

Pour ce qui concerne les fonctions du tube digestif, nous avons pu démontrer sans conteste par l'expérimentation et l'étude comparative du vivant et des coupes l'existence de trois fonctions : sécrétion du ferment sans doute, mise en réserve de substances albuminoïdes sous forme de globules basophiles prenant naissance au contact de la lumière, et excrétion très abondante de corps figurés acidophiles, parfois cristallins, surtout de la chlorophylle ingérée qui est brunie et reprécipitée dans la cellule dont le milieu est acide; d'ailleurs cela semble plutôt une séparation de corps n'ayant pas encore pénétré dans le reste de l'organisme. La première est localisée dans les glandes gastriques, les secondes réunies dans les cellules stomacales. Ceci éclaire les aspects histologiques analogues observés dans beaucoup d'Invertébrés où une étude histophysiologique complète n'a encore nulle part été faite et où des cellules distinctes assument en général les deux dernières fonctions.

Essayons maintenant à la faveur de ces données de résumer les caractères histologiques généraux des Rotifères. Ce qui distingue le groupe à ce point de vue et le rend absolument différent des voisins, c'est l'état plasmodial très avancé de la plupart des organes : ectoderme dont les renflements locaux sont en continuité avec le reste, glandes diverses sans exception,

néphridies (1), vitellogène, enfin estomac dans un cas ; là où les animaux supérieurs présentent un groupe de cellules adaptées chacune à une fonction déterminée, le Rotifère présente une ou plusieurs masses plasmodiales qui différencient dans un même protoplasma, comme le fait un Infusoire, des fibrilles musculaires, des cuticules, des cils, des organes sensoriels, des grains de sécrétion de différentes sortes même : le mastax en est un excellent exemple, mais il y en a un encore plus frappant qui est l'estomac des Bdelloïdes : la lumière avec ses cils, sa musculature, son aspect individualisé, ses circonvolutions noyées dans une masse glandulaire remplie d'aréoles de sécrétion a absolument les rapports d'un tube digestif de Mollusque noyé dans l'intérieur du foie. Pourtant le tout n'est qu'un même plasmode percé d'un canal sur la paroi duquel il a formé des différenciations ciliaires, musculaires et cuticulaires. La cellule stomacale ordinaire des autres formes est à la fois organe de réserve, d'absorption, d'excrétion et même de contraction dans quelques cas.

Un autre caractère en rapport évident avec celui-ci, c'est la pérennité des éléments histologiques : j'ai dit qu'il est très probable que chez un Rotifère adulte, peut-être même dès la sortie de l'œuf, les noyaux se divisent peu ou pas. En particulier dans toutes les glandes, un coussinet de protoplasma plurinucléé forme incessamment et expulse les produits de sécrétion sans se modifier, et la cellule de l'intestin moyen, cellule active qui s'use si vite dans tous les groupes, ne se renouvelle, semble-t-il, jamais. En un mot, toute sécrétion de Rotifères est *mérocrine*. Les choses vont si loin que le vitellogène lui-même, qui, dans tous les groupes animaux en possédant un, est un organe homologue de l'ovaire qui produit des cellules vitellines englobées et détruites tôt ou tard par les ovules en formation, le vitellogène dis-je, type par excellence de la glande holocrine, est devenu mérocrine chez les Rotifères : formé d'un

(1) Celles-ci sont d'ailleurs en général déjà plasmodiales chez les Annélides.

synctium à nombre fixe de noyaux, il élabore dans son plasma des réserves qui passent par osmose dans l'œuf sans qu'il se divise ou se modifie. Si le noyau de telles formations prend une part à la sécrétion, ce n'est qu'en émettant dans le protoplasma de petits fragments de karyosome comme il semble arriver dans l'estomac (et très certainement aussi dans le vitellogène, j'ai pu m'en assurer déjà) non en s'usant lui-même au cours de l'évolution cellulaire. L'assertion de Brasil (**1904**), que le mode holocrine tend à être regardé comme le cas général chez les Invertébrés, était au moins prématurée.

Nous voyons donc ici le cas d'un Métazoaire qui, à part la multiplicité des noyaux, est somme toute peu différent d'un Infusoire vu la continuité des protoplasmas et la pérennité des noyaux. Si l'on envisage de plus l'extrême simplicité des tissus, la coupe du corps ne montrant qu'un épithélium ectodermique sans basale, derme, ni couche musculaire distincte, et un épithélium endodermique sans basale, chorion ni couche musculaire, séparés par une cavité qui renferme les autres organes, des muscles et à peine quelques cellules mésenchymateuses, on ne peut qu'être étonné de cette simplicité jointe à la très grande complication fonctionnelle d'organes comme le mastax et l'intestin. Je ne crois pas, je l'ai déjà dit en discutant l'opinion émise en **1896** par Delage, que les Rotifères soient des Métazoaires primitifs dérivant d'un Protozoaire différencié par multiplication sur place des noyaux et il est infiniment probable que ces caractères sont secondaires dans la phylogénie comme ils le sont dans l'ontogénie et n'infirment pas la place que nous avons donnée au groupe dans les classifications animales. Prenons-les simplement comme un exemple des surprises que nous réserve l'étude histologique et histophysiologique, encore si peu avancée, des Invertébrés inférieurs et des modifications qu'elles pourront entraîner dans nos conceptions d'Anatomie générale.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1903. Awerinzew (S.). Beiträge zur Kenntniss der marinen Rhizopoden. (*Mitt. Zool. Stat. Neapel*, XVI, p. 349-64).

1907. Awerinzew (S.). Die Structur und die chemische Zusammensetzung der Gehäuse bei den Susswasserrhizopoden. (*Arch. f. Protistenk.*, VIII, p. 95-111).

1878. Balbiani (G.). Observations sur le Notommate de Werneck et son parasitisme dans les tubes de Vauchéries. (*Ann. Sc. nat. Zool.* (6), VII, p. 1-40, pl. IV).

1870. Bartsch (S.). Die Rädertiere und ihre bei Tübingen beobachtete Arten. (*Jahresh. Ver. vaterland. Naturk. Würtemberg*, p. 307-64).

1904 *a*. Beauchamp (P. Marais de). Sur la fixation des animalcules contractiles, spécialement des Vorticelles. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXIX, p. 26-27).

1904 *b*. — Sur un nouveau Rotifère des environs de Paris et sur le genre *Drilophaga* Vejdovsky. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXIX, p. 157-60).

1905 *a*. — Remarques sur *Eosphora digitata* Ehrbg. et description de son mâle. (*Arch. Zool. Expérim.* (4), III, notes et revue, p. CCXXV-CCXXXIII).

1905 *b*. — Première liste de Rotifères des environs de Paris. Remarques sur deux Rotifères parasites. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXX, p. 114-24).

1905 *c*. — Sur l'organe rétro-cérébral de certains Rotifères. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, CXLI, p. 961-63).

1906 *a*. — Instructions pour la récolte et la fixation en masse des Rotifères. (*Arch. Zool. Expérim.* (4), IV, notes et revue, p. XXVII-XXXIII).

1906 *b*. — Nouvelles observations sur l'appareil rétro-cérébral des Rotifères. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, CXLIII, p. 249-51).

1907 *a*. — Morphologie et variations de l'appareil rotateur dans la série des Rotifères. (*Arch. Zool. Expérim.* (4), VI, p. 1-29).

1907 *b*. — Sur l'absorption intestinale, la formation et l'utilisation des réserves chez les Rotifères. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, CXLIV, p. 524-5).

1907*c*. — Sur la digestion de la chlorophylle et l'excrétion intestinale chez les Rotifères. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, CXIV, p. 1293-95).

1907 *d*. — *Notommata* (*Copeus*) *cerberus* Gosse. Remarques anatomiques et systématiques. (*Zool. Anz.*, XXXI, p. 905-11).

1907 *e*. — La Faune des eaux douces. (*Rev. Scientif.* (5), VII, p. 780-88 et VIII, p. 110-15).

1907 *f*. — Seconde liste de Rotifères observés en France. Description de trois Rotifères nouveaux de la faune française. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXXII, p. 143-57).

1907-08. — Sur l'interprétation morphologique et la valeur phylogénique du mastax des Rotifères. (*C. R. Assoc. française Avanc. Sc.* 1907, p. 649-57).

1908 *a*. — Quelle est la véritable *Notommata cerberus* de Gosse? (*Zool. Anz.*, XXXIII, p. 390-403).

1908 *b*. — Sur l'interprétation de l'appareil rotateur dans les familles des Microcodonidés et Conochilidés. (*Bull. Soc. Zool. France*, XXXIII, p. 128-133).

1877. Bedwell (Fr.-A.). The building apparatus of *Melicerta ringens*. (*Monthly Microsc. Journ.*, XVIII, p. 214-23).

1878. — The mastax framework in *Melicerta ringens* and *Conochilus volvox*, with further notes on these Rotifers. (*Journ. R. Microsc. Soc.*, I, p. 176-85, pl. X-XI).

1892. Bergendal (D.). Beiträge zur Fauna Grönlands: I. Zur Rotatorienfauna Grönlands. (*Acta Univ. Lundensis*, XXVIII, 180 p., 6 pl.).

1893. — *Gastroschiza triacantha* n. g. n. sp. Eine neue Gattung und Familie der Rädertiere. (*Bihang till k. Svenska Vet. Akad. Handl.*, XVIII, 22 p.).

1893. Bernard (H.-M.). Notes on some of digestive processes in Arachnids. (*Journ. R. Microsc. Soc.*, p. 427-43, pl. VI).

1898. Biedermann (W.). Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. I. die Verdauung der Larven von *Tenebrio molitor*. (*Arch. ges. Physiol.*, LXXII, p. 105-162, pl. II-III).

1899. — et P. Moritz. Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. III. Ueber die Funktion des sog. Leber der Mollusken. (*Arch. ges. Physiol.* LXXV, p. 1-86, pl. I-III).

1894. Bilfinger (L.). Zur Rotatorienfauna Würtembergs. Zweiter Beitrag. (*Jahresh. Ver. vaterland. Naturk. Würtemberg*, L., p. 35-68, pl. II-III).

1824. Bory de Saint-Vincent. Microscopiques. (*Encycl. méthodique, Hist. nat. des Zoophytes*, II, p. 515-43).

1886. Bourne. (A.-G.). On the modification of the trochal disc of the Rotifera. (*Rep. British Ass. Adv. Sc.*, 1885, p. 1095-96).

1904. Brasil (L.). Contribution à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides Polychètes. Le tube digestif de la Pectinaire. (*Arch. Zool. Expérim.* (4), II, p. 91-255, pl. IV-VIII).

1848. Brightwell. Some account of a diæcious Rotifer, allied to the genus *Notommata* of Ehrenberg. (*Ann. and Mag. Nat. Hist.* (2), X, p. 153-58).

1905. Busch (P.-W.-C.-M.). Sur la localisation du glycogène chez quelques parasites intestinaux. (*Arch. Internat. Physiol.*, III, p. 49-61, 3 pl.).

1899. Car (L.). Die embryonale Entwicklung von *Asplanchna Brightwelli*. (*Biol. Centralbl.*, XIX, p. 59-74).

1881. Certes (A.). Sur un procédé de coloration des Infusoires et des éléments anatomiques pendant la vie. (*Zool. Anz.*, IV, p. 208-12).

1898. Chimkievitch (V.-M.). Sur quelques applications de la coloration par le bleu de méthylène (*en russe*). (*Troud. St. Pétersbourg Obchth.*, XXIX, 2 p.).

1858. Claus (C.). Zur Anatomie und Entwicklung der Copepoden. (*Arch. Naturgesch.*, Jg. 24, I, p. 1-76, pl. I-III).

1876. — Ueber die Organisation und die systematische Stellung der Gattung Seison. (*Festschr. 25-jähr. Best. k. k. Zool.-bot. Ges. Wien*, 14 p., 2 pl.).

1895. — Bemerkungen über *Pedalion mira* Hudson. (*Arb. Zool. Inst. Wien*, XI, 3 p.).

1856. Cohn (F.). Die Fortpflanzung der Rädertiere (*Zeitschr. wiss. Zool.*, VII, p. 430-86, pl. XXIII-XXIV).

1858. — Bemerkungen über Rädertiere. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, IX, p. 284-94, pl. XIII).

1863. — Bemerkungen über Rädertiere III. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XIX, p. 197-217, pl. XX-XXII).

1899. Cuénot (L.). La fonction excrétrice du foie des Gastéropodes Pulmonés. Critique d'un travail de Biedermann et Moritz. (*Arch. Zool. Expérim.* (3), VII, notes et revue, p. XXV-XXVIII).

1907. — Fonction absorbante et excrétrice du foie des Céphalopodes. (*Arch. Zool. Expérim.* (4), VII, p. 227-45).

1817. Cuvier (G.). Règne animal. Paris.

1892. Daday (E. von). Die geographische Verbreitung der im Meere lebenden Rotatorien. (*Math. naturw. Ber. Ungarn*, IX, p. 55-66.).

1893. — *Cypridicola parasitica*, ein neues Rädertier. (*Termes z. Fuszetek*, XVI, p. 54-83).

1849. Dalrymple (J.). Description of an Infusory animalcule allied to the genus *Notommata* of Ehrenberg hitherto undescribed. (*Philos. Trans. R. Soc. London*, p. 531-48; *Ann. and Mag. Nat. Hist.* (2), III, p. 518-19).

1899. Darboux (G.). Recherches sur les Aphroditiens. (*Bull. scientif. France et Belgique*, XXXIII, p. 1-276).

1899. Dastre (A.). La chlorophylle du foie chez les Mollusques. (*Journ. Physiol. et Pathol. Gén.*, I, p. 111-120).

1867. Davis (H). On two new species of the genus *Œcistes*, class Rotifera (*Trans. R. Microsc. Soc.* [in *Quart. Journ. Microsc. Sc.*], n. s., XV, p. 13-16, pl. I).

1873. Davis (H.). New *Callidina* (*vaga*) with the results of experiments on the dessication of Rotifers. (*Monthly microsc. Journ.*, IX, p. 201-07).

1890. Debray (F.). Sur *Notommata Wernecki* Ehrbg. parasite des Vauchériées. (*Bull. scientif. France et Belgique*, XXII, p. 222-42, pl. XI).

1896. Delage (Y.). La conception polyzoïque des êtres. (*Rev. Scientif.* (4), V, p. 641-53).

1897. — et E. Hérouard. Traité de Zoologie Concrète. V (Vermidiens), Paris, 1 vol. in-8°.

1902. — Observations à propos des colorations vitales. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, CXXXV, p. 936-37).

1903. Dixon-Nuttall (F.-R.) et R. Freeman. The Rotatorian genus *Diaschiza*. (*Journ. R. Microsc. Soc.*, p. 1-14, 129-41, pl. I-IV).

1838. Dujardin (M.-F.). Mémoire sur un Ver parasite constituant un nouveau genre voisin des Rotifères, sur les Tardigrades et sur les Systolides ou Rotateurs en général. (*Ann. Sc. nat. Zool.* (2), X, p. 175-91, pl. II).

1841. — Histoire naturelle des Zoophytes Infusoires. (*Suites à Buffon*. Paris, 1 vol. in-8°).

1883. Eckstein (K.). Die Rotatorien der Umgegend von Giessen. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XXXIX, p. 343-443, pl. XXIII-XXVIII).

1838. Ehrenberg. Die Infusionsthierchen all volkommene Organismen. Leipzig, 1 vol. in-8°.

1887. Eisig. Die Capitelliden. (*Fauna und Flora Neapel XVI*, XXVI-906 p., 37 pl.).

1901. Enriques (P.). Il fegato dei Molluschi e le sue funzioni. Ricerche prevalentemente microscopiche. (*Mitt. Zool. St. Neapel*, XV, p. 281-407, pl. XVI-XVIII).

1906. Enslin (E.). *Dendrocœlum cavaticum* Fries. Verbreitung in der swäbischen Alb. Anatomie nebst. Bemerkungen über die Reduktion der Augen. Systematische Stellung. (*Jahresh. Ver. vaterland. Naturk. Würtemberg*, Jg. 52, p. 312-60, 1 pl.).

1897. Erlanger (R. von) et R. Lauterborn. Ueber die ersten Ent-

wicklungsvorgänge im parthenogenetischen und befruchteten Rädertierei (*Asplanchna priodonta*). (*Zool. Anz.*, XX, p. 452-56).

1878. Eyferth (B.). Die einfachten Lebensformen. 1 vol. in-4°, Braunschweig.

1906. Fage (L.). Recherches sur les organes segmentaires des Annélides Polychètes. (*Ann. Sc. nat., Zool.* (9), III, p. 261-410, pl. VI-VII).

1901. Ferronnière (G.). Etudes biologiques sur la faune supra-littorale de la Loire-Inférieure. (*Bull. Soc. Sc. nat. Ouest*, (2), I, 451 p., 6 pl.

1899. Fischer (A.). Fixirung, Farbung und Bau des Protoplasmas. Jena., 1 vol. in-8°.

1905. — Eine neue Glycogenfärbung. (*Anat. Anz.* XXVI, p. 399-400).

1904. Fischler (F.). Ueber die Unterscheidung von Neutralfetten, Fettsäuren und Seifen im Gewebe. (*Zentralbl. allgem. Path. u. path. Anat.* XV, p. 913-17).

1903. Fürth (O. von). Vergleichende chemische Physiologie der niederen Tiere. 1 vol. in-8°, Jena.

1894. Galeotti (G.).Ricerche sulla colorabilita delle cellule viventi. (*Zeistchr. wiss. Mikrosk.*, XI, p. 172-207).

1900. Gast (R.). Beiträge zur Kenntniss von *Apsilus vorax* (Leidy). (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXVII, p. 167-214).

1904. Giard (A.). Sur une faunule caractéristique des Sables à Diatomées d'Ambleteuse. III. Les Gastrotriches aberrants. (*C. R. Soc. Biol.*, LVI, p. 1063-65).

1863. Giglioli (H.). On the genus *Callidina* Ehrbg. with description of a new species. (*Quart. J. microsc. Sc.* (n. s.), III, p. 237-42).

1892-93. Glascott (miss L.-L.). Irish Rotifers. (*Scient. Proc. R. Dublin Soc.*, VIII, p. 29-86).

1852 *a.* Gosse (P.-H.). On the architectural instincts of Melicerta ringens. (*Trans. Microsc. Soc.*, III, p. 58).

1852 *b.* — On the anatomy of *Notommata aurita*. (*Trans. Microsc. Soc.*, III, p. 93).

1852 *c.* — On the structure, fonctions, habits and development of *Melicerta ringens*. (*Quart. J. microsc. Sc.* I, p. 71-76, pl. II).

1856. — On the structure, fonctions, and homologies of the manducatory organs in the class Rotifera (*Philos. Trans. R. Soc. London*, CXLVI, p. 419-432, pl. XVI-XVIII).

1858. — On the diœcious character of the Rotifera. (*Philos. Trans. R. Soc. London*, CXLVII, p. 313-26).

1862. — The crown animalcule. (*Stephanoceros Eichhornii*). *Popular Sc. Rev.*, I, p. 26-49, 2 pl.).

1886-89. — et Hudson (C.-T.). Voir Hudson et Gosse.

1869. Grenacher (H.). Einige Beobachtungen über Rädertiere. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XIX, p. 483-98, pl. XXXVII).

1888. Guerne (J. de). Monographic note on the Rotifera of the family Asplanchnidæ. (*Ann. and Mag. of Nat. Hist.*, (6), II.p. 28-40).

1907. Guieysse (A.). Etude des organes digestifs chez les Crustacés. (*Arch. Anat. microsc.*, IX, p. 343-494, pl. XII-XIV).

1907. Hamburger (Clara). Das Männchen von *Lacinularia socialis*. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXXXVI, p. 625-43, pl. XXXI).

1901. Hartog (M.). Rotifers, Gastrotricha and Kinorhynchia. (*Cambridge Nat. Hist.*, II, p. 197-238. London).

1878, Hatschek (B.). Studien über die Entwicklungsgeschichte der Anneliden. (*Arb. zool. Inst. Wien*, I, p. 1-128).

1904. Henri (V.) et A. Mayer. L'état actuel de nos connaissances sur les colloïdes. (*Rev. gén. Sciences.* XV, p. 1015-30, 1066-81, 1129-40).

1905. Henri (V.). Le rôle des colloïdes en biologie ; découverte de kinases artificielles. (*Rev. gén. Sciences*, XVI, p. 640-42).

1904. Hlava (St.). Einige Bemerkungen über die Excretionsorgane der Rädertierfamilie Melicertidæ und die Aufstellung eines n. g. *Conochiloides*. (*Zool. Anz.*, XXVII, p. 247-53).

1905. — Beiträge zur Kenntniss der Rädertiere : I. Ueber die Anatomie von *Conochiloides natans* (Seligo). (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXXX, p. 282-326, pl. XVII-XVIII).

1901. Höber (R.). Ueber Resorption im Darm (Dritte Mitteilung). (*Arch. ges. Physiol.*, LXXXVI, p. 199-214).

1908. — Böhmens Rädertiere. Monographie der Familie Melicertidæ. (paru en tchèque en **1904**). (*Arch. naturw. Landesdurchf. Böhmen*, XIII, 83 p).

1869. Hudson (C.-T.). Notes on *Hydatina senta*. (*Monthly microsc. J.*, II, p. 22-25, 1 pl.).

1870. — On *Synchæta mordax*. (*Monthly microsc. J.* IV, p. 26-32, pl. LVI).

1872. — On *Euchlanis triquetra* and *E. dilatata* (*Monthly microsc. J.*, VIII, p. 97-100, pl. XXVIII).

1884. — An attempt to reclassify the Rotifers. (*Quart. J.microsc. Sc.*, XXIV, p. 335-56).

1886. — et (P.-H.) Gosse. The Rotifera or Wheel animalcules, both British and foreign. (2 vol. in-4°, London).

1889. — — The Rotifera or Wheel animalcules. Supplement. (1 vol. in-4° London)

1889. — Rotifera and their distributions (*Nature*, XXXIX, p. 437-41).

1851-52. Huxley (T.-H.). *Lacinularia socialis.* A contribution to the anatomy and physiology of the Rotifera. (*Quart. J. microsc. Sc.* I, *Trans. microsc. Soc.*, p. 1.-19, pl. I-III).

1877. — A manual of the Anatomy of Invertebrated animals. (1 vol. in-8°, London).

1893. Imhof (O.-E.). Beiträg zur Kenntniss der Levensverhältnisse der Rotatorien : über marine, brackische und euryhaline Rotatorien. (*Biol. Centralbl.* XII, p. 560-66).

1894. Ishii (J.). On the occurrence of mucin in the plants. (*Bull. Imp. Univ. Coll. of Agric., Tokio*, II, p. 97).

1906. Issakovitch (A.). Geschlechtsbestimmende Ursachen bei den Daphniden. (*Arch. mikrosk. Anat.*, LXIX, p. 223-44).

1906. Issel (R.). Sulla termobiosi negli animali aquatici. Ricerche faunitische è biologiche. (*Atti Soc. ligustica sc. nat. è geogr.*, XVII, p. 1-71, pl. I).

1904. Jammes (L.). Zoologie pratique basée sur la dissection des animaux les plus répandus. (1 vol. in-4., Paris).

1897. Jander (R.). Die Epithelverhältnisse des Trikladenpharynx. (*Zool. Jahrb., Abt. Anat.*, X, p. 157-204, pl. XIII-XV).

1893. Janson (O.). Versuch einer Uebersicht über die Rotatorienfamilie der Philodinæen (*Abhandl naturwiss. Ver. Bremen*, Beilage z. XII B., 81 p., 5 pl.).

1896. Jennings (H.-S.). The early development of *Asplanchna Herrickii* de Guerne. (*Bull. Mus. Comp. Zool. Harvard Coll.*, XXX, p. 1-110).

1900. — Rotatoria of the U. S., with especial reference to those of the great Lakes (*Bull. U. S. Comm. of Fish for 1899*, p. 67-104, pl. XIV-XXII).

1901. — On the significance of the spiral swimming of organisms. (*Amer. Natur.*, XXXV, p. 369-78).

1903. — Rotatoria of the U. S. II. A monograph of the Rattulidæ (*Bull. U. S. Comm. of Fish for 1902*, p. 275-352, pl. I-XV).

1883. Joliet (L.). Monographie des Mélicertes. (*Arch. Zool. Expérim.*, (2), p. 131-224, pl. XI-XIII).

1904 *a*. Jordan (H.). Die physiologische Morphologie des Verdauungsorgane bei *Aphrodite aculeata*. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXXVIII, p. 165-189, pl. X).

1904 *b*. — Beiträge zur vergleichenden Physiologie der Verdauung. Die Verdauung und der Verdauungsapparat des Flusskrebses. (*Astacus fluviatilis*) (*Arch. ges. Physiol.*, CI, p. 203-310, pl. VII).

1904 *c*. — Zur Frage nach der excretiven Function der Mitteldarmdrüse (« Leber ») bei *Astacus fluviatilis*. (*Arch. ges. Physiol.*' CV, p. 365-79).

1907 *a*. — Der gegenwärtige Stand der Frage nach der Eiweissverdauung bei niederen Tieren. (*Biol. Centr.*, XXVII, p. 375-84).

1907 *b*. — Die Verdauung bei den Aktinien (*Arch. ges. Physiol.*, CXVI, p. 617-24).

1893. King (H. W.). Pond Life from the West Indies (*J.Quekett microsc. Club*, (2), V, p. 137-45).

1908. Korotneff (A.). Cytologische Notizen (Tricladenpharynx). (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXXXIX, p. 552-67, pl. XXXII-XXXIII).

1892. Krawkow (N.-P.). Ueber verschiedenartige Chitine. (*Zeitschr. f. Biol.*, XXIX, p. 177-198).

1816. Lamarck (J.-B.-P.-A.). Histoire naturelle des Animaux sans vertèbres, Ier vol., Paris.

1884. Lang (A.). Die Polycladen (Seeplanarien) des Golfes von Neapel und der angrenzenden Meeresabschnitte. Eine Monographie. (*Fauna u. Flora Neapel XI*, 1 vol. in-4°).

1904. — Beiträge zu einer Trophocœltheorie. Betrachtungen und Suggestionen über die phylogenetische Ableitung der Blut- und Lymphbehälter, insbesondere der Articulaten. Mit einem einleitenden Abschnitt über die Abstammung der Anneliden. (*Jenaïsche Zeitschr. f. Naturwiss.*, XXXIV, p. 1-376, pl. I-VI).

1905. Langhans (V.). *Asplanchna priodonta* Gosse und ihre Variation. (*Arch. Hydrobiol. u. Planktonk.*, I, p. 439-61, 1 pl.).

1898. Lauterborn (R.). Ueber die cyklische Fortpflanzung limnetischer Rotatorien. (*Biol. Centr.*, XVIII, p. 173-83).

1901. — Der Formenkreis von *Anuræa cochlearis*. Ie Th. Morphologische Gliederung des Formenkreises. (*Verh. naturh.-medic. Ver. Heidelberg*, VI, p. 412-448).

1904. — Die cyklische oder temporale Variation von *Anuræa cochlearis*. (*Verh. naturh.-medic. Ver. Heidelberg*, VII, p. 529-621).

1905. — Nordisches Planktons Rotatorien (*Nord.Plankton*, III, p. 18-42).

1908. — Gallerthüllen bei loricaten Plancton-Rotatorien. (*Zool. Anz.*, XXXIII, p. 580-88).

1908. Larguier des Bancels (J.). Les réactions colloïdales et le mécanisme du mordançage. (*Rev. des mat. color.*, XII, p. 193-201).

1898. Lécaillon (A.). Recherches sur l'œuf et le développement de quelques Chrysomélides. (*Thèse Fac. Sciences Paris*, 230 p., 4 pl.).

1899. Léger (L.) et O. Duboscq. Notes biologiques sur les Grillons. II. Cristalloïdes intranucléaires. (*Arch. Zool. Expérim.* (3), VII notes et revue, p. XXV-XL).

1857. Leidy (J.). « *Dictyophora vorax.* » (*Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, IX, p. 204-5).

1882. — Rotifera without rotatory organs. (*Proc. Acad. Nat. Sc. Philadelphia*, p. 243-50, pl. II).

1898. Lenssen. Contribution à l'étude du développement et de la maturation des œufs chez l'*Hydatina senta*. (*La Cellule*, XIV, 421-51).

1894. Levander (K.-M.). Beiträge zur Kenntniss der *Pedalion*-Arten. (*Acta Soc. pro f. et fl. fennica*, XI, 33 p., 1 pl.).

1895. — Materialen zur Kenntniss der Wasserfauna...von Helsingfors. II. Rotatoria. (*Acta Soc. pro f. et fl. fennica*, XII, 70 p.).

1852. Leydig (F.). Zur Anatomie und Entwicklungsgeschichte der *Lacinularia socialis*. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, III, p. 452-74, pl. XVII).

1854. — Ueber die Bau und die systematische Stellung der Rädertiere. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, VI, p. 1-120, pl. I-IV).

1857. — Ueber *Hydatina senta*. (*Arch. Anat. u. Physiol.*, XXIV, p. 404-16).

1905. Lie-Pettersen (O.-J.). Beiträge zur Kenntniss der marinen Rädertierfauna Norwegens. (*Bergens Museums Aarbog 1905*, IIIme part., p. 3-46, pl. I-II.).

1902. List. Mytiliden. (*Fauna u. Flora Neapel XXVII*. I vol. in-4°).

1898. Loisel (G.). Contribution à l'histophysiologie des Eponges. II. Action des substances colorantes sur les Eponges vivantes. (*J. Anat. et Physiol.*, XXXIV, p. 157-234, pl. V).

1899-1900. Mac-Munn. On the gastric gland of Mollusca and Decapod Crustacea, its structure and functions (*Proc. R. Soc. London*, XIV, p. 436-38 : *Philos. Trans.* CXCIII, p. 1-34).

1893. Malaquin (A.). Recherches sur les Syllidiens. (*Mém. Soc. Sc. et Arts Lille*, XVIII, p. 1-474, 14 pl.).

1906. Malsen (H. Fr. von). Geschlechtsbestimmende Einflüsse und Eibildung von *Dinophilus p tris*. (*Arch. mikr. Anat.*, LXIX, p. 63-99, pl. II).

1902. Mann (G.). Methods and Theory of physiological Histology. (1 vol. in-8°, Oxford).

1890. Masius (J.). Contribution à l'étude des Rotateurs. (*Arch. Biol.*, X, p. 651-82, pl. XXV-XXVI).

1890. Maupas (E.). Sur la multiplication et la fécondation de l'*Hydatina senta*. — Sur la fécondation de l'*Hydatina senta*. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, CXI, p. 310-12, 505-07).

1891. — Sur le déterminisme de la sexualité chez l'*Hydatina senta.* (*C. R. Acad. Sc. Paris*, CXIII, p. 388-90).

1901. Mesnil (F.). Recherches sur la digestion intracellulaire et les diastases des Actinies. (*Ann. Inst. Pasteur*, XV, p. 352-97).

1866. Metchnikov (E.). *Apsilus lentiformis*, ein Rädertier. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XVI, p. 346-55, pl. XIX).

1900. Michaelis. Die vitale Farbung, eine Darstellungsmethode der Zellgranula. (*Arch. mikrosk. Anat.*, LV, p. 558-75).

1875. Möbius (K.). Ein Beitrag zur Anatomie von *Brachionus plicatilis.* (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XXV, p. 103-13, pl. V).

1903. Montgomery (T.-H. jun.). On the morphology of the Rotatorian family Floscularidæ (*Univ. of Pensylvania, Contr. Zool. Labor.*, LV, p. XVIII-XXI).

1897. Mrazek (A.). Zur Embryonalentwicklung der Gattung *Asplanchna.* (*S. B. k. böhmische Ges. der Wiss.*, N° LVIII, 11 p., 1 pl.).

1786. Müller (O. F.). Animalcula infusiora, fluviatilia et marina. (1 vol. in-4°, Copenhague).

1904. Mulon (P.). Action de l'acide osmique sur les graisses. (*Bibliogr. Anat.*, t. XIII, p. 208-13).

1902. Murlin (J.-R.). Absorption and secretion in the digestive system of the land Isopods. (*Proc. Acad. nat. Sc. Philadelphia*, LIV, p. 284-359, pl. XVI).

1905. Murray (James). On a new family and twelve new species of Rotifera of the order Bdelloïda collected by the Lake Survey, (*Trans. R. Soc. Edinburgh*, XLI, p. 367-86 7 pl.).

1906. — The Rotifera of the scottish Lochs. (*Trans. R. Soc. Edinburgh*, XLV, p. 151-91, 6 pl.).

1891. Nicolas (A.). Recherches sur l'épithélium de l'intestin grêle. (*Intern. Monatschr.*, VIII, p. 1-62, pl. I-III).

1905. Nirenstein (E.). Beiträge zur Ernährungsphysiologie der Protisten. (*Zeitschr. allgem. Physiol.*, V, p. 435-510, 1 pl.).

1897. Nussbaum (M.). Die Entstehung des Geschlechts bei *Hydatina senta.* (*Arch. mikrosk. Anat.*, XLIX, p. 227-308).

1903. Ostwald (W.). Ueber eine neue theoretische Betrachtungsweise in der Planktologie, insbesondere über die Bedeutung der Begriffes der inneren Reibung des Wassers für dieselbe. (*Forschungsber. biol. St. Plön*, X, p.1-49).

1900. Overton (E.). Studien über die Aufnahme der Anilinfarben durch die lebende Zelle. (*Jahrb. wiss. Bot.*, XXXIV, p. 669-701).

1906. Pacaut (M.) et P. Vigier. Les glandes salivaires de l'Escargot. (*Helix pomatia* L.). Anatomie, Physiologie. Contribution à l'histophysiologie glandulaire. (*Arch. Anat. Microsc.*, VIII, p. 424-659, pl. XIII-XV.).

1838. Peltier. Observations sur une nouvelle espèce de Flosculaires. (*Ann. Sc. nat. Zool.* (2), X, p. 41-46, pl. IV).

1900. Pflüger (E.). Die gegenwärtige Zustand der Lehre von der Verdauung und Resorption der Fette. (*Arch. ges. Physol.*, LXXXII, p. 303-80).

1886 *a*. Plate (L.). Untersuchung einiger an den Kiemenblättern der *Gammarus pulex* lebenden Ektoparasiten. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XLIII, p. 176-241, pl. VI-VII).

1886 *b*. — Beiträge zur Naturgeschichte der Rotatorien. (*Jenaische Zeitschr. f. Naturwiss.*, XIX, p. 1-120, pl. I-III).

1887. — Ueber einige ectoparasitische Rotatorien des Golfes von Neapel. (*Mitt. Zool. St. Neapel*, VII, p. 234-63, pl. VIII).

1889. — Ueber die Rotatorienfauna der bottnischen Merbusens, nebst Beiträge zur kenntniss der Philodiniden und der systematische Stellung der Rädertieren. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XLIX, p. 1-42 pl. I).

1900. Plato (J.). Ueber die vitale Färbbarkeit der Phagocyten des Menschen und einiger Säugetiere mit Neutralrot (*Arch. mikrosk. Anat.*, LXI, p. 868-917).

1902. Prenant (A.). Notes cytologiques VI et VII. (*Arch. Anat. microsc.*, V, p. 191-212, pl. IX).

1904-05. — Questions relatives aux cellules musculaires. (*Arch. Zool. Expérim.*, (4), II et III, notes et revue).

1905. — Notes cytologiques. (*Arch. Anat. Microsc.*, VII, p. 429-94, pl. XVI-XIX).

1897. Prowazek (S.). Vitalfärbungen mit Neutralrot an Protozoen, (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXIII, p. 187-94, pl. IX).

1901. — Notizen über Protozoen. — Zellthätigkeit und Vitalfärbung. (*Zool. Anz.*, XXIV, p. 250-52, 455-60).

1906. Punnett (R.-C.). Sex-determination in *Hydatina*, with some remarks on parthenogenesis. (*Proc. R. Soc. London* (B), LXXVIII, p. 223-30, pl. II).

1896. Racovitza (E.-G.). Le lobe céphalique et l'encéphale des Annélides polychètes. (Anatomie, morphologie, histologie). (*Arch. Zool. Expérim.*, (3), IV, p. 133-343).

1907. Renaut (J.). Les cellules connectives rhagiocrines du tissu conjonctif. (*Arch. Anat. microsc.*, IX, p. 495-606, pl. XV-XVII).

1881. Rosseter (T.-B.). Tube of *Stephanoceros Eichhornii.* (*Science Gossip...*).

1884. — Observations on the life history of *Stephanoceros Eichhornii.* (*J. R. microsc. Soc.*, p. 169-72, pl. V).

1897. Przesmycki (A. N.). Ueber die intravitale Färbung des Kerns und des Protoplasmas. (*Biol Centr.*, XVII, p. 321-47).

1896. Rothert (W.). Zur Kenntniss der in *Vaucheria*-Arten parasitierenden Rotatorien *Notommata Werneckii* Ehrbg. (*Zool. Jahrb., Abt. Syst.*, IX, p. 673-713).

1890-91. Rousselet (Ch.-F.). Note on *Dinops longipes.* (*J. Quekett microsc. Club* (2), IV, p. 263).

1891. — *Notops minor* n. sp. (*J. Quekett microsc. Club* (2), IV, p. 359-60).

1894. — *Cyrtonia* (n. g.) *tuba* (Ehrbg). (*J. Quekett microsc. Club* (2), V, p. 433-35).

1895. — On *Diploïs trigona* n. sp. and other Rotifers. (*J. Quekett microsc. Club* (2), p. 119-26, pl. VI-VII).

1897 *a.* — On the male of *Rhinops vitrea,* with list of the species, the male of which are known. (*J. R. microsc. Soc.*, p. 4-9, pl. I).

1897 *b.* — *Brachionus Bakeri* und its varieties. (*J. Quekett microsc. Club* (2), VI, p. 328-332, pl. XVI).

1897 *c.* — The male of *Proales Wernecki.* (*J. Quekett microsc. Club* (2), VI, p. 415-18, pl. XIX).

1899 *a.* — Note on a mounted slide of *Trochosphæra solstitialis,* a sphærical Rotiferon, exhibited at the Club's meeting on february 17th, 1899. (*J. Quekett microsc. Club* (2), VII, p. 190-93).

1899 *b.* — Note on preserving Rotatoria. (*Proc. IVth intern. Congr. Zool.* Cambridge, p. 197-98).

1901 *a.* — On the specific characters of *Asplanchna intermedia.* (*J. Quekett Microsc. Club* (2), VIII, p. 7-12, pl. I).

1901 *b.* — *Triarthra brachiata,* a new species of Rotifera and remarks on the spines of the Triarthradæ. (*J. Quekett microsc. Club,* (2), VIII, p. 143-45, pl. VIII).

1902 *a.* — The genus *Synchæta,* a monographic study with descriptions of five new species. (*J. R. microsc. Soc.*, p. 269-90, 393-411, pl. III-VIII).

1902 *b.* — Preserving and mounting Rotifera. (*Knowledge,* XXV, p. 69 et 96).

1902*c.* — List der bis jetzt bekannt gewordenen männlichen Rädertiere. (*Forschungsber. biol. St. Plön,* X, p. 172-76).

1906. Rousselet (Ch. F.). Contribution to our knowledge of the Rotifera of South Africa (*J. R. microsc. Soc.*, p. 393-414, pl. XIV-XV).

1908. Rubenthaler (G.). Précis de technique histologique et cytologique. (1 vol. in-16, Paris).

1905 *a.* Ruzicka (V.). Ueber tinktorielle Differenzen zwischen lebenden und abgestorbenen Protoplasmen. (*Arch. ges. Physiol.*, CVII, p. 497-534).

1905 *b.* — Zur theorie der vitalen Färbung. (*Zeitschr. wiss. Mikrosk.* XXII, p. 91-98).

1903. Schepotieff (A.). Untersuchungen über den feineren Bau der Borsten einiger Chätopoden und Brachiopoden. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXXIV, p. 674-710, pl. XXXIII-XXXVI).

1894. Schewiakoff (W.). Ueber die Natur der sog. Excretkörner der Infusorien. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LVII, p. 32-56, pl. III).

1894. Schimkewitsch (W.). Ueber die excretorische Tätigkeit der Mitteldarmes der Würmer. (*Biol. Centr.*, XIV, p. 838-41).

1846. Schmidt (O.). Versuch einer Darstellung der Organisation der Rädertiere, nach eigener Untersuchungen, mit Bezugnahme auf die neuesten gegen die Ehrenberg'schen Ansichten ge ichteten Angriffe. (*Arch. Naturgesch.*, Jg. XII, p. 67-81, pl. III).

1901. Schröder (B.). Chemische Verwandschaft der tierische Mucine und der pflanzliche Pectine. (*Beih. z. Botan. Centr.*, X, p. 122).

1853. Schultze (M.). Ueber *Chætonotus* und *Ichthydium* Ehrbg, und eine neue verwandte Gattung *Turbanella*. (*Arch. Anat. u. Physiol.*, VI, p. 241-54, pl. VI).

1886. Schulz (H.). Ueber das Congorot als Reagens auf freie Säure. (*Centr. f. mediz. Wiss.*, XXIV, p. 449-50.

1906. Seeliger. Ueber die Larven und Verwandschaftbeziehungen der Bryozoen. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LXXXIV, p. 1-78, pl. I-IV).,

1906. Semichon (L.). Recherches morphologiques et biologiques sur quelques Mellifères solitaires. (*Bull. scient. France et Belgique*, XL, p. 281-442. pl. XIII-XV).

1857. Semper (C.). *Trochosphæra æquatorialis*. Das Kugelrädertier der Philippinen. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XXII, p. 311-22, pl. XXIV).

1845. Siebold (von) et Stannius. Lehrbuch der vergleichenden Anatomie. Berlin.

1907. Sollas (Igerna). On the identification of Chitin by its physical constants. (*Proc. R. Soc. London* (B), LXXIX, p. 474-81).

1872. Stein. Rotatorien. (*Tagebl. Leipziger Naturf. Vers.*, p. 140).

1898. Stenroos (K.-E.). Das Thierleben im Nürmijarvi See. (*Acta Soc. pro f. et fl. fennica*, XVII, p. 1-256).

1896. Stokes (A.-C.). Notes on the genus *Apsilus* and other American Rotifera. (*J. R. microsc. Soc.*, p. 269-76, pl. VI).

1902. Stolc (A.). Ueber das Verhalten der Neutralrots in lebendigen Protoplasma, nach Versuchen mit *Amœba proteus*. (*Zeitschr. allg. Physiol.*, I, p. 209-19).

1906. Surface (Fr.-M.). The formation of new colonies of the Rotifer *Megalotrocha alboflavicans* Ehrbg. (*Biol. Bull. Wood's Hole Lab.* XI, p. 182-92 ; voir *Zool. Jahresb.* 1906).

1892. Ternetz (C.). Rotatorien der Umgebung Basel. (*Inaug. Diss. Basel*, 1 vol. in-4°).

1886. Tessin (G.). Ueber Eibildung und Entwicklung der Rotatorien. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XLIV, p. 237-99, pl. XIX-XX).

1890. — Rotatorien der Umgegend von Rostock. (*Arch. Ver. Freunde d. Naturgesch. Mecklemburg*, XLIII, p. 133-74).

1891. Thiele (J.). Die Stammverwandschaft der Mollusken. Ein Beiträg zur Phylogenie der Tiere. (*Jenaïsche Zeitschr. f. Naturw.*, XXV p. 480-543).

1890. Vallentin (R.). Some remarks on the anatomy of *Stephanoceros Eichhornii*. (*Ann. and Mag. of nat. Hist.*, (6), V, p. 1-11).

1891. — Notes concerning the anatomy of certains Rotifers. (*Ann. and Mag. of nat. Hist.*, (6), VIII, p. 34-47).

1888. Vogt (C.). et E. Yung. Traité d'Anatomie comparée. (2 vol. in-4°, Paris).

1904. Voigt (M.). Die Rotatorien und Gastrotrichen der Umgebung von Plön. (*Forschungsber biol. St. Plön*, XI, p. 1-178, pl. I -XII).

1902. Wallengren (H.). Inanitionserscheinungen der Zelle. Untersuchungen an Protozoen. (*Zeitschr. allg. Physiol.*, I, p. 67-128, 2 pl.).

1888. Weber (E.-F.). Note sur quelques Rotateurs des environs de Genève. (*Arch. Biol.*, VIII, p. 647-722, pl. XXVI-XXXVI).

1898. — Faune rotatorienne du bassin du Léman. (*Rev. Suisse de Zool.*, V., p. 263-785, pl. X-XXV).

1901. Wertheimer (E.) et J. Laguesse. Sur l'indépendance du grain de zymogène et du ferment diastatique dans le pancréas. (*C. R. Soc. Biol.*, LIII, p. 497-500).

1902 Wesché (W.). Observations on male Rotifers. (*J. Quekett microsc. Club*, VIII, p. 323-330).

1899. Wesenberg-Lund (C.). Danmarks Rotifera. (*Vidensk. Meddel. Nat. Foren. Kjöbenhavn*, p. 1-145).

1904. — Studier over de Danske sœrs Plankton (Specielle Del). 1 vol in-4° (résumé anglais), Copenhague.

1889. Western (G.). Notes on *Asplanchna. amphora* (*J. Quekett microsc. Club* (2), IV, p. 65-66, pl. VI).

1891. — Notes on Rotifers. (*J. Quekett microsc. Club* (2), IV, p. 254-8 et 320-22, pl. XVII).

1907. Whitney (D.-D.). Determination of sex in *Hydatina senta*. (*J. Experim. Zool.*, V, p. 1-26).

1892. Wierzejski (A.). Zur Kenntniss der *Asplanchna*-Arten (*Zool. Anz.*, XV, p. 345-49).

1892. — et O. Zacharias. Neue Rotatorien der Süsswassers. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LVI, p. 236-44, pl. XIII).

1893. — *Atrochus tentaculatus*, ein Rädertier ohne Räderorgan. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, LV, p. 696-712, pl. XXXII).

1852. Williamson (W.-C.). On the Anatomy of *Melicerta ringens*. (*Quart. J. microsc. Sc.*, I, p. 1-8, 67-71, pl. I-II).

1898. Wisselingh (C. van). Mikrochemische Untersuchungen über die Zellwände der Fungi (*Jahrb. wiss. Bot.*, XXXI, p. 611-88, pl. XVII-XVIII).

1897. Zacharias (O.). Das Heleoplankton. (*Zool. Anz.*, XXI, p. 24-32).

1897. Zander (E.). Vergleikende und kritische Untersuchungen zum Verstandniss der Jodreaktion des Chitins. (*Arch. ges. Physiol.*, LXVI, p. 545-573).

1886. Zelinka (C.). Studien über Rädertiere. I. Ueber die Symbiose und Anatomie von Rotatorien aus dem genus *Callidina*. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XLIV, p. 396-507, pl. XXVI-XXIX).

1888. — Studien über Rädertiere. II Der Raumparasitismus und die Anatomie von *Discopus synaptæ* n. g. n. sp. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XLVII, p. 353-458, pl. XXX-XXXIV).

1889. — Die Gastrotrichen. (*Zeitschr. wiss. Zool.*, XLIX, p. 209-384, pl. XI-XV).

1892. — Studien über Rädertiere. III. Zur Entwicklungsgeschichte der Rädertiere nebst Bemerkungen über ihre Anatomie und Biologie. (*Zeitschr. wiss., Zool.*, LII, p. 1-159).

1907. — Die Rotatorien der Plankton-Expedition. (*Ergebn. Plankton-Exped. der Humboldt Stift.*, III, 79 p., 3 pl.).

1897 *a*. Zograf (N. de). Nouvelles recherches sur le système nerveux embryonnaire des Crustacés. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, CXXIV, p. 201-3).

1897 *b*. — Sur une méthode de préparation des Rotateurs. (*C. R. Acad. Sc, Paris*, CXXIV, p. 245-246).

EXPLICATION DES PLANCHES

Lettres communes à toutes les figures du texte et des planches.

a, alula.
an, anus.
b, bouche.
bh, muscles abducteurs horizontaux du mastax
bu, bulbe des glandes du pied.
bv, muscles abducteurs verticaux du mastax.
c, cellules de la couronne (c_1, de la bande circum-apicale, c_2, des oreillettes, c_3, de la plaque buccale).
ca, ceinture circum-apicale.
cb, corpuscules basilaires des cils.
cg, conduit de la glande sub-cérébrale.
cl, cloaque.
cm, cellule musculaire.
cr, crochet cuticulaire apical.
cs, conduit du sac rétro-cérébral.
cu, cuticule.
da, muscles adducteurs antérieurs du mastax.
dp, muscles adducteurs postérieurs du mastax.
e, estomac.
em, enveloppe musculaire d'une cellule.
ep, épipharynx.
ex, canal excréteur.
f, fourreau des Rhizotes (f_1, f_2, f_3, anneaux successifs du fourreau du Stephanoceros).
fl, flamme vibratile.
fm, fibrille musculaire.
g, ganglion cérébral (g_1, ganglion du mastax, g_2, ganglion du pied).
gb, grains bruns de chlorophylle digérée.
ge, grains d'excrétion.
gg, glande gastrique.
gl, globules de réserve.
gmd, glandes dorsales du mastax.
gmv, glandes ventrales du mastax.
gp, glandes du pied.
gr, grains de sécrétion d'une glande.
gs, glande sub-cérébrale.
h, hypoderme.
i, incus.
in, intestin.
j, jabot.
k, karyosome.
l, lumière du tube digestif.
m, manubrium.
mc, musculature circulaire ou constrictrice.
mp, muscle dépresseur du piston.
mr, musculature radiaire ou dilatatrice.
mx, mastax.
n, noyau (n_1, noyau d'une cellule musculaire)
œ, œil.
œc, œsophage cuticulaire.
œv, œsophage cilié.
ol, goutte de graisse.
or, oreillette.
os, organe sensoriel dorsal du mastax (os_1, organe sensoriel ventral).
p, piston du mastax virgé.
pa, plateau.
pe, pédoncule.
pi, papille.
pl, plaque buccale.
q, malleus.
r, ramus.
rc, racines ciliaires.
re, réservoir d'une glande.
s, sac rétro-cérébral.
sp, sphincter.
ss, soies sensorielles.
su, subuncus.
t, tentacule dorsal.
tr, trochus.
u, uncus.
v, cils vibratiles.

PLANCHE I

NOTA. — Dans cette planche et la suivante le sac rétro-cérébral a été teinté en bleu uniforme qui ne représente pas exactement la coloration au brillantcresylblau, toujours hétérogène ; de même on ne s'est pas astreint à figurer dans tous ses détails la musculature pariétale qui serait arrivée à masquer la plupart des organes internes.

FIG. 1. *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp. Extrémité céphalique, vue dorsale × 400 environ.

FIG. 2. *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp. Extrémité céphalique, vue latérale droite × 400 environ.

FIG. 3. *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp. Bactéroïdes du sac rétro-cérébra × 1.950.

FIG. 4. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Extrémité céphalique, vue dorsale × 580 environ.
FIG. 5. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Extrémité céphalique, vue latérale droite × 580 environ.
FIG. 6. *Synchæta oblonga* Ehrbg. Extrémité céphalique, vue dorsale × 700 environ.
FIG. 7. *Pterodina clypeata* (Müller). Extrémité céphalique, vue dorsale × 500 environ.
FIG. 8. *Pterodina clypeata* (Müller). Extrémité céphalique, vue ventrale × 500 environ.

PLANCHE II

FIG. 9. *Diurella stylata* Eyferth. Extrémité céphalique, vue latérale droite × 600 environ.
FIG. 10. *Hydatina senta* (Müller). Extrémité céphalique, vue dorsale × 430 environ.
FIG. 11. *Hydatina senta* (Müller). Extrémité céphalique, vue ventrale × 430 environ.
FIG, 12. *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss). Extrémité céphalique, vue dorsale × 600 environ.
FIG. 13. *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss). Extrémité céphalique, vue latérale gauche × 600 environ.
FIG. 14. *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss). Cristalloïdes de l'intestin du jeune × 940.
FIG. 15. *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss). Cristaux intestinaux chez un adulte × 940.

PLANCHE III

NOTA. — Toutes les figures de cette planche se rapportent à la triple coloration hématoxyline au fer, éosine, lichtgrün.
FIG. 16. *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss). Pied du jeune avant fixation, coupe longitudinale × 550.
FIG. 17 à 20. *Notommata (Copeus) pseudocerberus* de Beauchamp. Quatre coupes transversales de l'appareil rétro-cérébral au nlveau : du milleu du sac, de l'œll, du cerveau, des conduits supérleurs. × 650.
FIG. 21. *Euchlanis piriformis* Gosse. Extrémlté céphalique, coupe sagittale paramédiane × 550.
FIG. 22. *Cathypna ungulata* Gosse. Extrémité céphalique, coupe sagittale paramédiane × 650.
FIG. 23. *Apsilus lentiformis* Metchn. Cuticule du capuchon céphalique avec ses prolongements ciliformes. × 940.
FIG. 24. *Brachionus pala* Müller. Mastax, coupe transversale × 650.
FIG. 25. *Notommata (Copeus) pseudocerberus* de Beauchamp. Mastax, coupe frontale × 850.
FIG. 26. *Eosphora digitata* Ehrbg. Mastax, coupe frontale × 550.
FIG. 27. *Hydatina senta* (Müller). Animal parasité et dégénéré. Glande gastrique, coupe transversale × 850.
FIG. 28. *Hydatina senta* (Müller). Animal nourri abondamment pendant 24 heures d'Infusoires incolores, puis ayant jeûné 2 heures. Commencement de la résorption des globules de réserve. Coupe transversale de l'estomac × 850.
FIG. 29. *Hydatina senta* (Müller). Animal ayant jeûné 4 heures après une alimentation abondante. Fin de la résorption des globules. Coupe transversale de l'estomac × 850.
FIG. 30. *Euchlanis deflexa* Gosse. Intestin, coupe transversale montrant les cils fasciculés × 850
FIG. 31. *Callidina socialis* Kell. Estomac, coupe transversale × 625.

PLANCHE IV

NOTA. — Toutes les figures de cette planche se rapportent à la triple coloration safranine orange G, lichtgrün.
FIG. 32. *Hydatina senta* (Müller). Pied, coupe frontale montrant les glandes et leurs bulbes. × 750.
FIG. 33. *Notommata pseudocerberus* de Beauchamp. Extrémité céphalique, coupe sagittale montrant l'inversion de coloration de l'appareil rétro-cérébral. × 435.
FIG. 34. *Hydatina senta* (Müller). Couronne, coupe frontale passant par les touffes ciliaires supérieures et montrant les racines. × 550.
FIG. 35. *Hydatina senta* (Müller). Couronne, coupe transversale un peu au-dessus de la bouche. × 550.
FIG. 36. *Hydatina senta* (Müller). (Animal de la figure 40). Entrée de l'estomac et glande gastrique coupe transversale × 550.

FIG. 37. *Hydatina senta* (Müller). Animal ayant jeûné 5 heures après plusieurs jours d'alimentation abondante. Coupe sagittale médiane × 550.

FIG. 38. *Hydatina senta* (Müller). Jeune pris à l'éclosion et alimenté 20 minutes d'Infusoires incolores. Début de la formation des globules de réserve. Estomac, coupe transversale × 850.

FIG. 39. *Hydatina senta* (Müller). Animal alimenté d'Euglènes pendant 24 heures, puis ayant jeûné 2 heures ½. Début de la résorption des globules ; leur déplacement par le fait d'une inclusion trop courte au collodion. Estomac, coupe transversale × 850.

FIG. 40. *Hydatina senta* (Müller). Animal alimenté d'Infusoires incolores pendant 24 heures, puis ayant jeûné 2 heures. Globules encore presque intacts. Estomac, coupe transversale × 550.

FIG. 41. *Hydatina senta* (Müller). Animal nourri d'Euglènes pendant 24 heures, puis ayant jeûné 10 heures. Résorption complète des globules. Estomac, coupe transversale × 550.

FIG. 42. *Hydatina senta* (Müller). Animal ayant jeûné 22 heures. Altérations dues à l'inanition. Estomac, coupe transversale × 850.

FIG. 43. *Hydatina senta* (Müller). Animal alimenté quelques heures peu abondamment d'Euglènes. Expulsion des grains bruns. Estomac, coupe transversale × 850.

FIG. 44. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Estomac, coupe transversale montrant les deux espèces de grains d'excrétion. × 750.

PLANCHE V

NOTA. — Toutes les figures de cette planche se rapportent à des animaux vivants colorés par e neutralrot ou le rouge Congo (58 à 62, non colorés).

FIG. 45. *Stephanoceros fimbriatus* Goldfuss. Jeune aussitôt après fixation. Sécrétion du premier anneau de la gaîne. Rouge Congo. × 300 environ.

FIG. 46. *Stephanoceros fimbriatus* Goldfuss. Jeune après fixation. Sécrétion du second anneau de la gaîne. Rouge Congo. × 300 environ.

FIG. 47. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Sac rétro-cérébral à l'état de distension. Neutralrot. × 270 environ.

FIG. 48. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Sac rétro-cérébral quelque temps après la contraction. Neutralrot. × 270 environ.

FIG. 49. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Sac rétro-cérébral, contraction et sortie des vésicules de sécrétion. Neutralrot. × 270 environ.

FIG. 50. *Euchlanis deflexa* Gosse. Mastax et ses glandes, vue ventrale. Neutralrot. × 450 environ.

FIG. 51. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule de l'estomac à la naissance, vue de face et en coupe optique. Neutralrot. × 650 environ.

FIG. 52. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule de l'estomac après 20 minutes d'alimentation par des Infusoires incolores.

FIG. 53. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule de l'estomac après 2 heures d'alimentation par des Infusoires incolores.

FIG. 54. *Hydatina senta* (Müller). Une celulle de l'estomac après 24 heures environ d'alimentation par des Infusoires incolores.

FIG. 55. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule de l'estomac après 2 ou 3 heures de jeûne.

FIG. 56. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule de l'estomac après 24 heures environ de jeûne.

FIG. 57. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule de l'estomac après plusieurs jours de jeûne.

FIG. 58. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule de l'estomac après 3 heures ½ d'alimentation par des Euglènes.

FIG. 59. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule de l'estomac après 1 heure d'alimentation d'Euglènes et 3 ou 4 de jeûne.

FIG. 60. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule de l'estomac après 1 heure d'alimentation d'Euglènes et 24 heures de jeûne.

FIG. 61. *Hydatina senta* (Müller). Graisse d'une cellule stomacale au début de sa résorption.

FIG. 62. *Hydatina senta* (Müller). Graisse d'une cellule stomacale à la fin de sa résorption.

FIG. 63. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Une cellule de l'estomac en train d'expulser les grains bruns. × 750 environ.

PLANCHE VI

FIG. 64. *Rattulus bicristatus* (Gosse). Glandes du pied et leurs réservoirs. Coupe frontale × 550. Hématoxyline au fer, éosine, lichtgrün.

FIG. 65. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Sac rétro-cérébral. Coupe frontale montrant l'enveloppe musculaire. Hématoxyline au fer, orange G. × 850.

FIG. 66. *Hydatina senta* (Müller). Couronne, coupe frontale du bord montrant les racines ciliaires Hématoxyline au fer, éosine. × 550.

FIG. 67. *Hydatina senta* (Müller). Une cellule du bord de la plaque buccale, × 550. Même coloration.

FIG. 68. *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss). Coupe radiaire de la base d'un bras, montrant le renflement cellulaire. Hématoxyline au fer, orange G. × 940.

FIG. 69. *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss). Coupe longitudinale (tangentielle à l'entonnoir) d'un bras, montrant les fibrilles musculaires et les grains basaux des cils. Même technique. × 850.

FIG. 70. *Stephanoceros fimbriatus* (Goldfuss). Coupe transversale d'un bras. Même technique. × 940.

FIG. 71. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Estomac, coupe transversale de la partie supérieure montrant la musculature. Hématoxyline au fer, éosine. × 850.

FIG. 72. *Euchlanis dilatata* Ehrbg. Estomac, coupe sagittale de la partie supérieure montrant la musculature et la flamme œsophagienne. Même technique. × 1.060.

FIG. 73. *Euchlanis piriformis* Gosse. Estomac et intestin, coupe frontale montrant l'enveloppe différenciée des cellules. Hématoxyline au fer, orange G. × 650.

FIG. 74. *Euchlanis piriformis* Gosse. Même animal, coupe frontale du pylore montrant la fibre sphinctérienne. × 940.

FIP. 75. *Notommata pseudocerberus* de Beauchamp. Glande gastrique, coupe transversale × 940. Hématoxyline au fer.

FIG. 76. *Callidina socialis* Kell. Estomac et intestin, coupe longitudinale montrant la musculature. Hématoxyline au fer, orange G. × 550.

FIG. 77. *Callidina socialis* Kell. Estomac, coupe transversale de la partie entourant la lumière montrant la musculature. Même technique. × 940.

FIG. 78. *Scison annulatus* Claus. Estomac, coupe transversale à la partie moyenne. Hématoxyline au fer, éosine, lichtgrün. × 850.

PLANCHE VII

NOTA. — Toutes les figures de cette planche et des deux suivantes se rapportent à la triple coloration hématoxyline au fer, éosine, lichtgrün.

FIG. 79 à 84. *Hydatina senta* (Müller). 6 coupes horizontales du mastax, de haut en bas. × 585.

FIG. 85 à 87. *Hydatina senta* (Müller). 3 coupes verticales frontales du mastax, d'avant en arrière. × 462.

FIG. 88. *Hydatina senta* (Müller). Coupe sagittale de l'extrémité céphalique, × 442.

FIG. 89. *Hydatina senta* (Müller). Coupe transversale du bourrelet œsophagien, × 1.150.

FIG. 90. *Hydatina senta* (Müller). Coupes tangentielle et radiaire de la paroi stomacale, montrant les fibres musculaires. × 984.

FIG. 91. *Hydatina senta* (Müller). Coupe sagittale paramédiane de la partie supérieure de l'estomac, montrant les cellules musculaires. × 708.

FIG. 92. *Callidina socialis* Kell. Vestibule buccal, coupe transversale, × 984.

FIG. 93 et 94. *Callidina socialis* Kell. 2 coupes transversales du mastax × 781.

FIG. 95 à 97. *Melicerta ringens* (L.). 3 coupes transversales du mastax × 708.

FIG. 98. *Melicerta ringens* (L.). Mastax, coupe frontale × 708.

PLANCHE VIII

FIG. 99 à 104. *Notommata* (*Copeus*) *copeus* Ehrbg. 6 coupes horizontales du mastax × 710.

FIG. 105. *Notommata* (*Copeus*) *copeus* Ehrbg. Mastax, coupe sagittale × 710.

Fig. 106 et 107. *Notommata* (*Copeus*) *pseudocerberus* de Beauchamp. 2 coupes horizontales du mastax × 884.

Fig. 108 à 111. *Rattulus bicristatus* (Gosse). 4 coupes horizontales de l'appareil rotateur et du mastax × 781.

Fig. 112 à 116. *Diglena forcipata* Ehrbg. 3 coupes horizontales du mastax × 708.

Fig. 117. *Diglena forcipata* Ehrbg. Mastax, coupe sagittale paramédiane × 708.

Fig. 118. *Plœsoma Hudsoni* (Imhof). Mastax, coupe sagittale × 462.

Fig. 119. *Synchæta pectinata* Ehrbg. Mastax, coupe sagittale × 462.

PLANCHE IX

Fig. 120 à 133. *Synchæta pectinata* Ehrbg. 4 coupes horizontales du mastax × 462.

Fig. 124 à 126. *Triphylus lacustris* Ehrbg. 3 coupes horizontales du mastax × 462.

Fig. 127 à 130. *Triphylus lacustris* Ehrbg. 4 coupes verticales du mastax × 462.

Fig. 131. *Triphylus lacustris* Ehrbg. Œsophage, coupe transversale × 708.

Fig. 132 et 133. *Asplanchna amphora* Huds. 2 coupes horizontales du mastax × 309.

Fig. 134. *Asplanchna amphora* Huds. Mastax, coupe sagittale × 309.

Fig. 135 à 139. *Asplanchna amphora* Huds. 5 coupes verticales du mastax × 309.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome X, p. 411 à 446, pl. X à XI
10 Février 1909

QUELQUES PARTICULARITÉS DE LA SPERMATOGENÈSE CHEZ LES OLIGOCHÈTES

PAR

EDMOND HESSE

Préparateur de zoologie à la Faculté des Sciences de Grenoble.

TABLE DES MATIÈRES

I. Matériel et Méthodes de recherches 412
II. Spermatogenèse chez Lumbricus terrestris 413
Spermatogonies 413
Spermatocytes I 415
Spermatocytes II 415
Spermatides 417
Idiozome 417
Centrosomes 419
Mitochondries 420
Histogenèse du spermatozoïde 420
Centrioles 423
Idiozome et mitochondries 424
Blastophore 425
III. Spermatogenèse chez Pheretima 427
Spermatogonies 427
Spermatocytes I 429
Spermatocytes II 430
Spermatides 431
Métamorphoses de la spermatide 432
Centrioles 434
Idiozome 435
Mitochondries 435
Blastophore 436
Anomalies 439
IV. Résumé 441
Index bibliographique 442
Explication des planches 444

I. MATÉRIEL. MÉTHODES DE RECHERCHES

Au cours de recherches sur les Monocystidées parasites des vésicules séminales des Oligochètes, j'ai eu l'occasion de remarquer quelques particularités de la spermatogenèse qui paraissent avoir échappé aux divers observateurs qui se sont occupés de cette question.

Deux espèces d'Oligochètes ont surtout été, de ma part, l'objet d'études approfondies : *Lumbricus terrestris* L. Müller, et *Pheretima rodericensis* Grube ; mais beaucoup d'autres Oligochètes ont été examinés comparativement.

Les méthodes de recherches employées ne présentent rien de particulier, j'ai eu recours aux diverses techniques classiques : fixation au sublimé-alcool, acétique ou physiologique, au Flemming fort, au Bouin-Duboscq [dont la formule a été donnée par Brasil (**1905** *b*)], au Flemming-Benda ; — coloration par l'Hémalun ou l'Hématoxyline ferrique suivie d'une coloration cytoplasmique au Lichtgrün ou à l'Eosine-orange, — par la Safranine ou le Rouge Magenta avec Lichtgrün et acide picrique, — par la Safranine-Gentiane-Orange, — par le Kristallviolet et l'Alizarine (méthode de Benda pour la recherche des Mitochondries), — par le Giemsa, enfin et surtout par le Mann (Méthode longue par le bleu de méthyle-éosine). C'est cette dernière méthode qui m'a donné les meilleurs résultats ; grâce à elle j'ai pu observer bien des détails importants restés inaperçus par mes devanciers.

J'ai étudié de préférence des frottis obtenus par dilacération sur lame du contenu des vésicules séminales. Seule cette méthode permet en effet une étude morphologique exacte d'un élément complet, par exemple d'une blastosphère avec toutes ses cellules sexuelles, et une mensuration assez précise de ces divers éléments ; elle laisse un peu à désirer au point de vue cytologique ; mais il suffit de la contrôler par l'étude de coupes sériées sur lesquelles on peut observer les plus fins détails de structure

Le présent travail est divisé en deux parties : la première traite de la spermatogenèse chez *Lumbricus*, la deuxième chez *Pheretima*.

L'index bibliographique placé à la fin du Mémoire ne donne que la liste des travaux dont il est fait état pour la discussion des faits observés. L'historique complet de la question se trouvant exposé en détail dans les ouvrages récents de Bugnion et Popoff (**1905**) et de Depdolla (**1906**), il était inutile de le donner à nouveau ici.

II. SPERMATOGENÈSE CHEZ *Lumbricus terrestris*

La spermatogenèse du *Lumbricus terrestris* L. Müller a été étudiée par un assez grand nombre d'auteurs : Bloomfield (**1880**), Sabatier (**1882**), Calkins (**1894**, **1895**), v. Erlanger (**1896** *a* et *b*), Bugnion et Popoff (**1905**), enfin Depdolla (**1905** et **1906**). On trouvera dans le Mémoire de ce dernier la bibliographie détaillée de la question sur laquelle il n'y a pas lieu de revenir ici.

Calkins, Bugnion et Popoff donnent l'évolution de la cellule sexuelle jusqu'au stade de spermatide, mais ils n'ont pas étudié en détail les métamorphoses de la spermatide se transformant en spermatozoïde ; Depdolla au contraire laissant de côté les premiers stades de la spermatogenèse a surtout étudié avec soin l'histogenèse du spermatozoïde.

Bugnion et Popoff et Depdolla ont observé le *Lumbricus terrestris* L. Müller. Quant à Calkins, il n'indique pas à quelle espèce il a eu affaire ; il s'agit peut-être d'un autre Lombricien ce qui expliquerait les quelques divergences qui existent entre ses observations et les nôtres.

Spermatogonies. — D'après Calkins (**1895**) les spermatogonies du Lumbricus seraient des cellules multinucléées qu'il représente dans les figures 2, 3 et 4, pl. xvii de son travail. Nous n'avons rien vu de semblable ; la structure du testicule

de *L. terrestris* nous a paru au contraire tout à fait conforme aux représentations qu'en donne v. Erlanger (**1896**). Taf. 1, figures 2 et 3 ; et la figure 6 taf. 1, du même auteur, représente très exactement un bouquet de spermatogonies au moment où il passe des testicules dans les vésicules séminales.

Ces différences proviennent probablement de ce que Calkins a étudié une autre espèce ; nous verrons par la suite que la situation de l'idiozome (l'archoplasme de l'auteur américain) n'est pas non plus la même chez le L. *terrestris* et chez le Lombricien de Calkins.

Bugnion et Popoff (**1905**) donnent dans la planche IX de leur travail de bonnes figures des divers aspects présentés par les spermatogonies du Lombric. La présence de 1 ou 2 nucléoles représentés seulement dans quelques cas m'a paru être constante, quant à l'archoplasme qui occupe dans les figures 20, 23, 25, 26, 29, une situation distale et qui nous paraît analogue à la formation que nous dénommons avec Meves idiozome, nous l'avons toujours vu dans la région proximale des spermatogonies (fig. 1) à l'endroit même où Bugnion et Popoff (**1905**, fig. 31) placent leur corpuscule procéphalique. Ces deux auteurs ont démontré que les spermatogonies peuvent se multiplier par mitose et donner naissance à des bouquets de cellules nombreuses toutes reliées par de grêles pédicules, dans ces bouquets quelques cellules s'ordonnent en groupes serrés qui se séparent les uns des autres par rupture du pédicule d'union et forment autant de groupes séparés qui évolueront pour donner des morules ; cette dissociation avait été déjà auparavant signalée par Bloomfield (**1880**). La multiplication des spermatogonies par amitose comme elle a été observée chez un grand nombre d'animaux tant Invertébrés que Vertébrés n'existe pas ici.

A ce stade, il n'y a pas encore d'amas cytoplasmique central servant de support aux cellules séminales ; parfois les spermatogonies étroitement serrées les unes contre les autres ont leurs pédicules d'union si tassés qu'ils semblent fusionnés ; ceci si-

mule un blastophore sphérique, cette confusion est surtout facile si les méthodes de fixation sont tant soit peu défectueuses. L'ensemble rappelle la cellule multinucléée avec clivage périphérique, (fig. 4), de Calkins ; mais dans les stades suivants ou à ce même stade lorsque les cellules sont moins resserrées, les pédicules sont toujours distincts.

Dans le noyau, les granulations chromatiques éparses d'abord sur le filament de linine s'ordonnent bientôt le long de ce filament, la formation du spirème commence. Une fois constitué, ce spirème se rétracte dans la région du noyau tourné vers le pédicule, laissant la moitié externe de ce noyau occupée seulement par le suc nucléaire.

Spermatocytes I.— C'est le stade synapis (fig. 2) début des spermatocytes de 1er ordre ; ces éléments, comme le font remarquer Bugnion et Popoff (**1905**) ne sont pas plus volumineux que les spermatogonies qui les précèdent.

Le spirème s'épaissit et se dilate de façon à occuper à nouveau la région nucléaire qui avait été abandonnée par la chromatine ; puis il se fragmente en chromosomes qui s'ordonnent en groupes quaternes, je n'ai pas recherché par quel processus. Moins heureux que Calkins, Bugnion et Popoff, je n'ai pas réussi à compter les chromosomes qui sont trop nombreux et trop serrés pour permettre une numération exacte.

La 1re mitose de réduction a lieu. Une partie du cytoplasme des cellules passe à ce moment dans les pédicules qui se gonflent et confluent en un coussinet central plus ou moins volumineux : c'est là l'origine du blastophore.

Spermatocytes II. — Il semble qu'ici le spermatocyte de 2e ordre peut passer parfois par un stade de repos précédant la 2e mitose, c'est ce que Lenhossek (**1898**) a vu aussi chez le Rat où les cellules d'Ebner, issues de la division des spermatocytes de 1er ordre, présentent également un stade de repos avant de donner les spermatides par une autre mitose.

Le spermatocyte de 2e ordre est une cellule plus pauvre en plasma que le spermatocyte de 1er ordre. Son noyau est aussi moins volumineux, moins riche en chromatine et il rappelle beaucoup l'aspect du noyau de la spermatide. Les granulations chromatiques plus épaisses sont disposées sur un réticulum lininien plus grossier, enfin il y a toujours un nucléole, le plus souvent entouré par une zone claire. La présence d'un cytophore permet toujours de distinguer ce stade de ceux qui le précèdent.

La mitose qui donne les spermatides ne diffère des précédentes que par la moindre quantité de chromatine qui y prend part ; la plaque équatoriale est moins épaisse, mais les chromosomes sont encore très serrés et il n'est toujours pas possible de les compter (fig. 3). On trouve figurée cette mitose (fig. 22, taf. XXIX) ainsi que celle qui la précède (fig. 23, taf. XXIX) dans le travail de DEPDOLLA (**1906**).

Ainsi que l'ont fait remarquer les divers auteurs qui ont étudié ce sujet, toutes les mitoses présentent la même orientation : l'axe de leur fuseau est toujours tangentiel par rapport à la spermatosphère. Pendant que s'achèvent les phénomènes de la division nucléaire, on voit se produire dans la région distale de la cellule en mitose une échancrure à direction radiale qui se creuse de plus en plus et qui tend à séparer cette cellule en deux moitiés égales. A ce moment, et non lorsque la division est achevée, comme le croit CALKINS (**1894**) il se produit une sorte de rotation dans la figure karyokinétique, l'axe du fuseau se courbe, sa concavité faisant face à la scissure cytoplasmique (fig. 4). Puis le fuseau se brise par son milieu et ses deux moitiés prennent une situation radiale par rapport à la spermatosphère Le clivage du cytoplasme s'accentue jusqu'à gagner le blastophore quand celui-ci existe, et finalement, les cellules filles ne sont plus réunies entre elles ou avec le blastophore que par un mince pédicule cytoplasmique. Puis le noyau se reconstitue suivant un processus à peu près semblable dans tous les cas ; nous décrirons seulement ce qui se passe pour la spermatide.

Spermatides. — La chromatine d'abord massée en un bloc compact formant une sorte de calotte (fig. 5) à l'extrémité distale de la cellule se dilate peu à peu, elle se fragmente en une série de petits blocs dont l'ensemble se dispose en un croissant à concavité tournée vers le blastophore (fig. 6). Ces blocs se désagrègent ensuite en particules plus petites qui se disposent sur un réseau emplissant tout le noyau devenu sphérique. Le nucléole reparaît, la membrane nucléaire s'est reformée. La spermatide est au stade de repos. Les fibres du fuseau sont visibles pendant quelque temps après la mitose, mais elles finissent par disparaître laissant subsister mais non d'une façon constante un Nebenkern ou reste fusorial (1) visible contre le noyau dans la région proximale.

Lorsque la masse chromatique se dilate au moment de la reconstitution du noyau, il se produit une poussée qui rejette, dans les pédicules ou dans le blastophore, une partie du cytoplasme des cellules sexuelles. Ceci n'est pas une simple hypothèse, on peut constater en effet qu'une partie de la chromatine elle-même est ainsi poussée jusque dans le blastophore, c'est ainsi du moins que j'interprète certaines figures observées (fig. 7). Ce fait n'est pas très fréquent chez *L. terrestris*, mais il s'observe plus souvent chez *Octolasium lacteum* Orley, et il semble se passer normalement chez *Lumbriculus variegatus* Müll.

Comment se comportent, pendant ce temps, les diverses inclusions caractéristiques du cytoplasme des cellules séminales ? Chez *L. terrestris*, ces inclusions sont au nombre de trois : l'idiozome, les centrosomes et les granulations mitochondriales. Il existe parfois aussi un Nebenkern provenant, comme nous l'avons dit, des restes fusoriaux ; mais sa présence n'est pas constante et il paraît s'évanouir sans laisser de traces.

Idiozome. — L'idiozome est une zone de cytoplasme différencié, coloré par le Lichtgrün en vert plus intense que le

(1) Nous adoptons ici avec Calkins (1895) et v. Erlanger (1896 *b*) le terme de Nebenkern pour désigner la formation qui a reçu d'abord ce nom de Bütschli (1871), c'est-à-dire le « Fasenrestkörper ».

reste du cytoplasme, en bleu foncé par le Mann et qui est toujours situé dans le voisinage du noyau. Il paraît renfermer au moins à certains moments les centrosomes ; mais ceci n'est pas constant, au moment des mitoses notamment, l'idiozome n'entoure jamais les centrosomes ; c'est pour ce fait que nous préférons le terme d'idiozome créé par Meves (**1897**) à celui de sphère employé par la plupart des auteurs pour désigner cette formation : il est manifeste qu'il ne s'agit pas ici d'une véritable sphère attractive.

La forme de l'idiozome est très variable surtout dans les premiers stades de la spermatogenèse : c'est une sphère, un croissant, un fuseau, une masse conique ou quadrangulaire ; parfois il se compose de deux sphères accolées renfermant chacune un grain fortement coloré par l'hématoxyline ferrique et qui est probablement un centrosome. Il contient aussi quelquefois un filament en forme de fer à cheval ou enroulé en spirale et qui se colore fortement par le fer. Au moment de la formation du spirème, on observe une condensation assez sensible dans la masse de l'idiozome. Dans les spermatocytes II et les spermatides, cette condensation existe en tout temps.

Dans les spermatogonies, l'idiozome est toujours situé dans la région proximale à la base du pédicule, parfois il est accolé au noyau, parfois il en est légèrement éloigné (fig. 1).

Il ressemble beaucoup comme aspect et comme situation à la production que v. Erlanger (**1896** *a*) appelle « Zellplate ou « Zwischenkörper » dans ses follicules spermatiques (z. fig. 6, taf. 1) mais son origine n'est pas la même.

On peut aussi le comparer au corps désigné comme archoplasme par Calkins (**1895** et **1896**) et Bugnion et Popoff (**1905**) ; mais sa situation est différente, car ces auteurs le représentent toujours comme distal.

Dans les spermatocytes de 1er ordre l'idiozome est encore proximal (fig. 2), mais dans les spermatocytes de 2e ordre et dans les spermatides il est toujours distal. On ne le trouve pas, chez les spermatides du moins, dans l'axe de la cellule, il est

toujours rejeté sur le côté, tangent à la baguette centrosomienne et à la surface cellulaire (fig. 6, 7 et 8) et en rapport avec la curieuse formation signalée par DEPDOLLA (**1905**) et appelée par lui « Aussenkörper » de la spermatide.

En somme l'idiozome se trouve toujours là où s'observe la plus grande accumulation de cytoplasme dans la cellule séminale. Au début des mitoses on l'aperçoit à côté de l'un des centrosomes tout près des fibres du fuseau, c'est cette formation que figure sans nul doute DEPDOLLA (**1906**) (Tafel XXIX, fig. 22) à côté d'un centrosome et qu'il considère comme « Fadenkörner ». Plus tard il s'étire en un fuseau qui s'étrangle en son milieu et se rapproche de la plaque équatoriale lorsque celle-ci commence à se dédoubler. Je ne l'ai pas vu se partager entre les deux cellules filles, mais ce partage paraît probable, attendu que la division achevée, on retrouve presque toujours un idiozome dans chacun des pédicules qui réunissent les cellules produites par la division. Nous indiquerons tout à l'heure son rôle dans l'histogenèse du spermatozoïde.

CENTROSOMES. — Nous avons vu que, dans les spermatogonies au repos, les centrosomes paraissent renfermés dans l'idiozome et semblent sortir de celui-ci au moment des mitoses. Chez Lumbricus, ces centrosomes sont toujours réduits à un petit point fortement coloré par l'Hématoxyline ferrique et qui paraît correspondre au centriole de Boveri; nous le désignerons dorénavant sous ce nom de centriole.

Durant les mitoses, les centrioles sont souvent à la périphérie de la cellule, hors de laquelle même ils peuvent faire hernie (fig. 3)) ; il n'y a pas d'aster autour d'eux ; parfois, dans certaines préparations colorées par la méthode à l'alun de fer de Heidenhain, on observe sur une certaine longueur à partir du centriole, un empâtement des fibres du fuseau rappelant assez exactement la figure de CALKINS (**1895**, pl. XIX, fig. 43); mais cet empâtement disparaît lorsque la différenciation est suffisamment poussée.

Mitochondries. — Depdolla (**1906**) a décrit les mitochondries chez *Lumbricus* et leur partage égal entre les cellules filles à chaque mitose. Nous ne reviendrons pas sur ce sujet, mais nous rappellerons qu'il considère comme appartenant aux formations mitochondriales le corps que nous avons appelé idiozome, lequel entoure quelquefois ces formations. Nous pensons avec Depdolla qu'il faut regarder comme corps mitochondrial la masse granuleuse que v. Erlanger (**1896** *a*) appelle Nebenkern dans les cellules testiculaires du Lombric.

Histogenèse du spermatozoide

Les transformations de la spermatide en spermatozoïde ont été suivies en détail par Depdolla, quelques particularités lui ont échappé que nous allons énumérer.

Nos recherches confirment celles de l'auteur allemand en ce qui concerne les premiers stades du tassement de la chromatine dans le noyau et de son étirement en bâtonnet ; il nous semble cependant que la condensation de la chromatine dans les spermatides n'est jamais aussi intense qu'il la représente ; il existe toujours des vides dans le bloc chromatique qui occupe au début le centre du noyau de la spermatide, quelle que soit la méthode de coloration employée.

Depdolla considère l'allongement de la spermatide comme terminé lorsque le noyau a atteint la longueur définitive de la tête du spermatozoïde c'est-à-dire 18 à 19 μ. Nous avons constaté que l'étirement et l'amincissement peuvent se poursuivre encore pendant quelque temps, puis qu'il y a un raccourcissement. En décrivant ces phénomènes, nous indiquerons les divers aspects que prend le noyau de la spermatide avec les principales méthodes de coloration que nous avons employées. Disons de suite que c'est la méthode longue de Mann au bleu de méthyle-éosine qui nous a donné les résultats les plus favorables ; nous avons ensuite contrôlé ces résultats en employant les diverses méthodes usuelles, notamment la méthode

de Heidenhain (Hématoxyline à l'alun de fer) suivie d'une coloration cytoplasmique à l'éosine ou au Lichtgrün, et la triple coloration de Flemming (Safranine-Gentiane-Orange).

Nous distinguerons quatre phases différentes :

I. — La spermatide s'allonge de façon à atteindre parfois jusqu'à 22 à 23 μ de long ; son noyau est alors coloré par le Mann en bleu très pâle à peu près uniforme, mais avec cependant une bordure un peu plus foncée. La chromatine est en grains très fins uniformément répartis dans toute la masse du noyau, il n'y a plus de couche cytoplasmique visible autour de celui-ci ; à son extrémité postérieure, on aperçoit cependant encore une petite ampoule de cytoplasme renfermant latéralement deux grains bleu foncé (fig. 28).

La triple coloration de Flemming nous montre également la chromatine très peu colorée, fragmentée en une multitude de grains très fins, distribués uniformément dans toute la masse du spermatozoïde ; puis en certains points se produit une condensation qui donne lieu à la formation de courts bâtonnets chromatiques à coloration violette assez intense séparés par des espaces clairs, rougeâtres, où l'on ne distingue plus de granulations (fig. 29).

Il y a là une sorte de métamérisation qui peut être comparée dans une certaine mesure à celle que Prenant (1889) a découverte chez le Gecko et que Ballowitz (1888) a trouvée également chez les Oiseaux ; mais chez *Lumbricus* les segments qui se suivent diffèrent par leur coloration, tandis que chez le Gecko, cette coloration reste la même pour toute la longueur de la tête.

Avec le fer, la spermatide se présente comme un long bâtonnet entouré à son extrémité postérieure d'une ampoule cytoplasmique assez développée ; la région du noyau qui correspond à cette ampoule est un peu large et plus claire que le reste. Là, la chromatine est en grains très fins à la périphérie, au centre il y a une mince vacuole cylindrique qui se poursuit dans toute

la portion antérieure du noyau plus fortement colorée. La chromatine est encore dans cette région accumulée à la surface ; mais elle est disposée en grains plus volumineux et serrés au point qu'ils semblent former un manchon continu ; la métamérisation n'est pas mise en évidence par cette méthode.

II. — La spermatide se raccourcit et n'atteint plus que 20 à 21 μ de long, sa colorabilité augmente.

Avec le Mann, elle est violet foncé ; à la périphérie du noyau il apparaît quelques grains bleus qui font saillie comme des épines et semblent sortir complètement de la masse nucléaire (fig. 30) ; cette disposition des grains chromatiques en épines superficielles a déjà été constatée par Branca (**1904**) dans la spermatide de l'Axolotl.

La méthode à la Safranine-Gentiane-Orange, donne à la spermatide le même aspect que celui de la spermatide de 22 à 23 μ ; quant au fer il fait voir la chromatine tassée à la périphérie en un manchon qui paraît continu.

III. — Le raccourcissement du noyau continue jusqu'à 18 à 19 μ 5. La spermatide est alors colorée en violet par le Mann ; dans l'axe du noyau on aperçoit un bâtonnet cylindrique coloré en rouge violacé et sur la surface duquel sont appliqués de nombreux grains bleu foncé ayant une épaisseur à peu près égale à celle du bâtonnet central (fig. 31).

Si l'on emploie la triple coloration Safranine-Gentiane-Orange on observe des grains violets peu saillants appliqués sur un bâtonnet rougeâtre ; ces grains alternent d'une façon à peu près régulière ce qui donne au noyau un aspect ondulé.

IV. — Enfin la spermatide n'a plus que 16 à 17 μ de long, le Mann la colore en rouge avec des grains bleus périphériques encore visibles, mais à peine saillants et présentant à peu près tous les mêmes dimensions (fig. 32), ces grains disparaissent ensuite et le spermatozoïde est mûr (fig. 33). La tête est colorée en rouge par le Mann, en violet par la triple coloration, en bleu très foncé ou en noir par le fer.

Les changements de colorabilité de la chromatine au cours

de la spermatogenèse signalés dès 1879 par Balbiani chez les Poissons, ont été décrits maintes fois par les auteurs, nous citerons seulement parmi les plus récents Regault (1901), Loisel (1901 *a* et *b*), Magini (1901) et Zacharias (1901).

Regault (1901) a étudié ces variations de chromaticité au cours des premiers stades de la spermatogenèse chez le Rat ; Loisel (1901 *b*) après Hermann (1892) les a signalés dans la spermiogenèse, c'est-à-dire au cours de la transformation de la spermatide en spermatozoïde ; ces observateurs ont noté que ce changement de chimisme du noyau caractérise la maturation du spermatozoïde. L'emploi du Mann nous a permis de voir qu'il y a d'abord séparation de la chromatine en deux substances, l'une périphérique colorée en bleu et formant une couche interrompue, l'autre constituant un bâtonnet axile coloré en rouge comme les nucléoles et qui donne seule la tête du spermatozoïde. Il y aurait donc ici élimination d'une partie de la chromatine nucléaire au cours de l'histogenèse du spermatozoïde. Au contraire, Loisel (1901 *a*) a remarqué chez le Moineau « que la quantité de chromatine va en augmentant dans le cours de la transformation de la spermatide en spermatozoïde ».

Ces faits en partie contradictoires nous permettent cependant une constatation intéressante, c'est que, au cours de la spermatogenèse, après la phase de réduction nucléaire, la chromatine subit encore des variations chimiques et quantitatives notables.

Nous renvoyons, pour la description du spermatozoïde mûr, aux écrits de Ballowitz (1894), Bloomfield (1880), etc., etc. Nous dirons seulement que, de même que Depdolla (1905, 1906) nous n'avons trouvé qu'une seule forme de spermatozoïdes et nous n'avons jamais vu de spermatozoïdes géants semblables à ceux que décrivent Foot et Strobell (1902) chez *Allobophora* et Bugnion et Popoff (1905) chez *Lumbricus*.

Centrioles. — Dès la fin de la dernière mitose de maturation, alors que la chromatine est encore accumulée en un bloc

compact à un pôle du fuseau, nous trouvons l'appareil centrosomien transformé ; le centriole placé sur la membrane cellulaire est relié à un autre point fortement coloré situé sur la masse chromatique par une baguette rigide qui soulève légèrement la membrane cellulaire (fig. 5). Nous assistons ensuite à la sortie du filament caudal et dès que le noyau est reconstitué au dédoublement du grain prominal (fig. 8). L'évolution ultérieure des centrioles qui aboutit à la formation de la pièce intermédiaire a été très bien étudiée par Depdolla.

Idiozome et Mitochondries. — Tangent à la baguette centrosomienne d'une part, et à la membrane cellulaire de la spermatide d'autre part, on aperçoit l'idiozome (fig. 6). Dans les préparations colorées à l'aide de la méthode de Benda pour la recherche des mitochondries, l'idiozome apparaît entouré d'une série de granulations mitochondriales. Après la sortie du filament caudal, une partie de ces granulations se rassemble en boule sur l'idiozome et cette boule soulevant une très légère couche de cytoplasme fait hernie à la surface de la spermatide constituant l'« Aussenkörper » de Depdolla. Cet Aussenkörper se présente généralement comme une sphère tangente à la spermatide dans le voisinage du point de sortie du filament caudal (fig. 8) ; cette sphère peut être tout entière fortement colorée ou présenter dans son centre une vacuole claire, elle a alors l'aspect d'un anneau, elle peut aussi être formée de deux sphères tangentes ou disposées comme une haltère ou encore d'un bâtonnet allongé, comme le figure Depdolla (T. xxix, fig. 7) ou d'une sphère portée par un long pédicelle (fig. 9).

Antérieurement à Depdolla des formations analogues à l'aussenkörper avaient été vues par Ballowitz (**1894**) et Pictet (**1891**) chez Sepia, par Voïnov (**1903**) chez Cybister ; depuis, Retzius (**1904**, **1905**) a retrouvé des organes semblables chez les Polychètes, les Mollusques, les Cœlentérés, les Echinodermes, les Tuniciers, les Némertes, il les appelle «Nebenkernorgan », il en existe ordinairement quatre symétriquement

disposés, parfois cinq ou six dans chaque spermatozoïde, de plus ils persistent généralement dans le spermatozoïde mûr, sauf cependant chez un Bryozoaire (*Alcyonidium gelatinosum*) où, comme chez Lumbricus ils disparaissent à la maturité. Retzius les considère comme provenant du Nebenkern ou du Mitochondrienkörper mais c'est une simple hypothèse qu'il n'a pas démontrée. Chez Lumbricus il est manifeste que l'Aussenkörper renferme une grande partie des granulations mitochondriales.

De bonne heure, l'Aussenkörper disparaît, l'idiozome reste dans l'ampoule qui se forme à l'extrémité postérieure de la spermatide et contribue avec les mitochondries restantes à former l'enveloppe cytoplasmique de la pièce intermédiaire dont le centre, ainsi que l'a démontré Depdolla est constitué par l'appareil centrosomien.

L'idiozome joue donc le même rôle que la masse archoplasmique de Calkins, c'est pour ce fait que nous l'assimilons à cette formation. Pour Depdolla, au contraire, la sphère entrerait dans la constitution du « Spitzenstück », mais il ne donne pas une démonstration suffisante de cette assertion.

La pointe du spermatozoïde provient du court pédicule de la spermatide qui emporte avec lui peut-être aussi un lambeau du blastophore ; c'est là également l'opinion de Calkins. Lorsque le spermatozoïde est encore fixé au blastophore on voit à l'extrémité du « Spitzenstück » une petite boule cytoplasmique creuse rappelant l'Aussenkörper simple et qui provient peut-être du Nebenkern ou d'une partie des Mitochondries (fig. 1, 2, 3, 4 et 5). Cette boule reste incluse dans le blastophore lorsque le spermatozoïde mûr s'en détache.

Blastophore. — Nous avons indiqué en parlant des spermatocytes de 2e ordre comment se forme selon nous le blastophore ; accumulation du cytoplasme dans les pédicules d'union et fusion de ces pédicules : Ce processus indiqué déjà par Bugnion et Popoff (**1905**) est un peu différent de ceux qu'in-

diquent Calkins et Depdolla. Avec les premiers de ces auteurs et contrairement à l'assertion de Depdolla, nous croyons que le blastophore n'est jamais nucléé chez *Lumbricus*. Nous reviendrons sur ce point en étudiant le testicule du *Pheretima*.

Calkins ne sait pas ce que deviennent les blastophores abandonnés par les spermatozoïdes mûrs, il suppose que les Monocystis parasites des vésicules séminales contribuent à le faire disparaître ; Bugnion et Popoff pensent également que les Grégarines jouent un rôle dans cette disparition ; Depdolla a étudié le dépérissement du blastophore qui a achevé son évolution, et il montre que les Grégarines n'interviennent en aucune façon dans ce phénomène. Brasil (**1905**) a démontré récemment que ce sont les phagocytes qui s'emparent des blastophores dénudés et les font disparaître.

Chez les autres *Lumbricus* et les *Allobophora*, la spermatogenèse ne diffère pas notablement de ce que nous avons décrit chez *L. terrestris*. Nous avons noté quelques faits intéressants chez un Lombric (sp. indéterminée) dont nous n'avons malheureusement eu entre les mains qu'un seul échantillon. Le blastophore présentait ici en son centre une grande vacuole dont la paroi nettement individualisée était formée d'une série de granulations sidérophiles placées côte à côte et séparées par de très faibles intervalles. Lorsqu'une Grégarine envahit un tel blastophore, elle rejette sur le côté la vacuole qui reste visible à côté du parasite jusqu'à la sortie de celui-ci. Les métamorphoses de la spermatide sont les mêmes que chez *Lumbricus terrestris*, mais, le centrosome proximal est séparé de l'extrémité postérieure du noyau par une vacuole claire qui ne disparaît qu'à la maturité du spermatozoïde. On observe un fait analogue chez *L. castaneus* Sav. et nous le retrouverons à nouveau chez les *Pheretima*. Cette vacuole rappelle beaucoup l'aspect de la sphère de Bugnion et Popoff; chez *Octolasium lacteum* Orley, le filament caudal est terminé par une petite boule jusqu'à son complet allongement et l'ampoule cytoplasmique qui, vers la fin de l'histogenèse entoure la pièce inter-

médiaire chez *L. terrestris* est placée ici un peu plus en avant.

Chez les *Pheretima*, on observe des différences un peu plus notables.

III. SPERMATOGENÈSE CHEZ *Pheretima rodericensis*

Spermatogonies. — Chez les *Pheretima*, les cellules germinales tombent du testicule dans les capsules séminales soit isolément, soit en paquets de 2, 4, 8 ou 16 cellules reliées entre elles par des filaments cytoplasmiques plus ou moins grêles (fig. 10). Ce sont les agglomérations cellulaires que nous avons trouvées déjà chez *L. terrestris* où v. Erlanger les a dénommées follicules. Ces cellules sont des spermatogonies.

Leur cytoplasme assez abondant est accumulé surtout dans la région qui est tournée vers le centre du follicule et qui renferme une série d'inclusions caractéristiques : idiozome, et mitochondries, que nous décrirons plus loin. Dans la région distale, il n'existe entre le noyau et la surface externe de la cellule qu'une très mince couche cytoplasmique

Le noyau occupe la plus grande partie de la cellule, il renferme de très petites granulations chromatiques disséminées sur un réseau de linine fin et serré et un ou deux gros nucléoles sphériques ou annulaires (fig. 11) qui prennent après le traitement par le Mann une coloration caractéristique rouge ou pourpre. Ces nucléoles se multiplient par un procédé comparable à l'amitose, ils s'étranglent par leur milieu, s'étirent en haltère puis se séparent en deux parties. L'aspect du noyau rappelle beaucoup celui que Regault (**1907** *a*) décrit chez les spermatogonies poussiéreuses du Rat.

L'idiozome est sphérique, ellipsoïde ou piriforme ; c'est comme chez *Lumbricus*, une masse compacte qui se colore plus intensivement par le Lichtgrün que le reste du cytoplasme, et qui est située comme nous l'avons dit dans la région proximale de la cellule, là où se trouve le plus grand amoncellement de cyto-

plasme (fig. 11). Il renferme souvent deux grains qui retiennent fortement les colorants nucléaires et qui sont probablement les centrioles. L'idiozome se colore parfois très fortement par le fer, on remarque alors qu'il est toujours constitué par deux moitiés tangentes et symétriques, sphériques ou piriformes ; dans ce dernier cas elles sont tangentes par leur partie renflée. Dans le voisinage immédiat de l'idiozome on observe des grains colorés d'une façon très intensive par le fer ou par la méthode de Benda pour la recherche des mitochondries. L'un d'eux plus volumineux est souvent irrégulier et paraît formé de 2, 3 ou 4 grains soudés, il existe en outre 1 ou 2 autres grains plus petits et toujours simples. Parfois au lieu de granulations on observe de courts bâtonnets ou des anneaux présentant tous les caractères chromatiques des grains isolés (fig. 10, 11). Nous considérons toutes ces formations comme des mitochondries.

Chez *Pheretima*, pas plus que chez *Lumbricus*, nous n'avons de multiplication amitotique des spermatogonies. En revanche on observe de superbes mitoses (fig. 12) soit de spermatogonies isolées, soit de spermatogonies groupées en follicules de 2, 4, 8 ... cellules. Dans un même follicule il y a synchronisme parfait entre ces diverses mitoses. Il se constitue ainsi des paquets de spermatogonies assez nombreuses, nous en avons compté jusqu'à 24, et il semble y avoir ici une phase de dissociation analogue à celle qu'ont signalée Bugnion et Popoff chez *Lumbricus*; cette division du blastophore niée par Calkins avait été vue déjà auparavant par Bloomfield (1880).

Les spermatogonies se rassemblent par paquets de 8 (fig. 13) et chacun de ces paquets se sépare des autres par rupture du pédicule d'union ; une nouvelle mitose survient qui donne des follicules de 16 spermatogonies.

Les mitoses des cellules séminales de *Pheretima* rappellent celles que nous avons décrites chez *Lumbricus*, tout au moins en ce qui concerne les phénomènes de la division cytoplasmique. Les chromosomes sont moins tassés et parfois disposés en couronne équatoriale au lieu de former une plaque

uniforme. Les centrosomes se réduisent aux deux centrioles situés aux pôles du fuseau ; il y a parfois aussi comme chez *Lumbricus* un empâtement des fibres du fuseau sur une certaine longueur à partir du centriole, mais seulement dans les préparations mal différenciées. Les centrioles ne font pas ici hernie hors de la cellule, ils ne paraissent pas entourés de radiations cytoplasmiques constituant un aster (fig. 12). L'idiozome se comporte tout à fait comme chez *Lumbricus* ; il y a également partage égal des mitochondries entre les cellules filles ; ces mitochondries se sont rassemblées en deux grains dont l'un est souvent plus volumineux, et qui se trouvent dans le voisinage du fuseau au point où celui-ci se rompt lors du clivage cytoplasmique et de la rotation des cellules filles.

Le noyau se reconstitue et l'on peut voir alors les grains mitochondriaux appliqués contre la membrane nucléaire dans sa région proximale; au-dessous se trouve l'idiozome ; les filaments du fuseau disparaissent sans laisser de traces.

Les spermatogonies disposées par bouquets de 16 sont d'abord peu volumineuses, leur noyau présente les mêmes caractères que celui des spermatogonies primitives. Ces cellules grossissent, se disposent en bouquets plus serrés, plus réguliers. Dans leur noyau, les granulations chromatiques deviennent plus épaisses, plus colorables et se disposent en spirème ; ceci nous conduit peu à peu au stade synapsis, et aux spermatocytes de 1er ordre par conséquent (fig. 14).

Spermatocytes I. — La rétraction du réseau chromatique dans la région nucléaire proximale qui laisse une partie du noyau remplie seulement de suc nucléaire se produit à peine chez *Pheretima*, elle est beaucoup moins marquée que chez *Lumbricus*, et même presque invisible pour peu que les fixateurs employés produisent un gonflement de la chromatine. Le spirème très fortement colorable se fragmente en chromosomes qui se disposent ensuite en groupes quaternes ; par quel processus ? c'est ce qu'il ne nous a pas été possible d'établir.

Nous n'avons pas non plus réussi à compter les chromosomes. Le nucléole n'est pas toujours visible à ce stade, mais le plus souvent on le distingue sous forme d'un gros grain situé à la périphérie du noyau et entouré par une large zone claire.

La plus grande partie du cytoplasme est encore accumulée dans la région proximale, mais la zone de cytoplasme distal, très mince dans les spermatogonies s'est légèrement accrue ici, elle renferme maintenant les grains mitochondriaux et les centrioles; l'idiozome est resté dans la région proximale. Les centrioles sont placés à la périphérie du noyau, ce sont des grains plus ou moins éloignés, parfois réunis par une centrodesmose (fig. 14) absolument analogue à ce que dessine Calkins (**1895**, pl. xix, fig. 45) pour le *Lumbricus*. Les mitochondries sont généralement rassemblées en un amas sphérique ou irrégulier, peu serré, en dehors des centrioles.

Au point de jonction des pédicules des spermatocytes d'un même bouquet, on peut voir quelquefois une petite masse cytoplasmique de forme plus ou moins régulière qui est la première ébauche du blastophore.

Une mitose en tout semblable à celles que nous ont montré les spermatogonies donne naissance aux spermatocytes de 2e ordre.

Spermatocytes II. — Comme chez *L. herculeus*, le spermatocyte de 2e ordre peut passer par un stade de repos. Je ne sais comment se fait la réduction chromatique.

Les spermatocytes de 2e ordre, le plus souvent au nombre de 32 sont régulièrement disposés autour d'un blastophore sphérique assez volumineux (12 μ de diamètre en moyenne), toujours nettement individualisé et qui doit son origine à un phénomène analogue à celui que nous avons signalé chez *Lumbricus*.

Les spermatocytes II (fig. 15) sont plus pauvres en plasma que les spermatocytes I, leur noyau est plus petit et son aspect rappelle celui des noyaux des spermatides ; mais la cellule est

plus volumineuse, plus riche en cytoplasme; les grains de chromatine du noyau plus grands sont disposés sur un réseau à filaments plus épais. Il n'y a plus de nucléole comme chez les spermatocytes I. L'idiozome est ici le plus souvent distal, comme chez les spermatides mais il est placé dans l'axe de la cellule qui n'est pas encore occupé par la baguette centrosomienne (fig. 15).

La dernière mitose de maturation diffère un peu de celles qui la précèdent : les chromosomes sont plus petits, moins serrés ; au moment de la métaphase, ils sont toujours disposés en couronne équatoriale, alors que, dans les autres mitoses, ils confluent au centre, de manière à constituer une plaque équatoriale complète, un peu moins dense cependant au centre qu'à la périphérie.

Spermatides. — Les spermatides au nombre de 64, très rarement de 32, sont assez régulièrement disposées en un ou plusieurs cercles, autour du blastophore sphérique (15 μ de diamètre), étiré irrégulièrement en divers sens, ou, le plus souvent ellipsoïde.

L'axe de la mitose est tangentiel, comme dans les cas précédents et la division cytoplasmique se produit telle que nous l'avons décrite déjà chez *Lumbricus*, de sorte que les cellules filles restent réunies d'abord entr'elles, puis finalement au blastophore par un mince pédicule cytoplasmique.

A la fin de la mitose, lorsque le fuseau coudé s'est brisé vers son milieu, nous retrouvons les mêmes phénomènes, que chez *Lumbricus*, la chromatine se montre rassemblée en un bloc compact à l'extrémité distale de la cellule, au voisinage du centriole, elle forme là une sorte de calotte au sommet de laquelle il y a une concavité où se trouve logé le centriole. Celui-ci cesse bientôt d'être visible, car la concavité se rétrécit et l'entoure de plus en plus étroitement (fig. 16). Quand elle disparaît, le centriole se trouve probablement accolé à la membrane nucléaire qui a reparu. Le noyau se reconstitue, la masse

chromatique se dilate, on peut reconnaître facilement qu'elle est disposée sur un réseau dont les filaments sont épais, fortement colorés par les colorants nucléaires. Ce réticulum chromatique n'emplit pas tout de suite entièrement le noyau, il laisse dans la région proximale un espace clair lenticulaire en regard duquel on aperçoit les deux grains mitochondriaux (fig. 17) que nous avons vus accolés aux fibres du fuseau, celles-ci ont disparu sans laisser de traces. Cet espace clair disparaît et le noyau est rempli complètement par un réseau chromatique régulier. Il a pris en même temps une position centrale. En se dilatant ainsi, la chromatine semble refouler une partie du cytoplasme qui s'écoule dans le blastophore et fait acquérir à celui-ci ses dimensions définitives. Nous avons décrit ces phénomènes de reconstitution du noyau et du cytoplasme chez *L. herculeus*, ils ont lieu chez *Pheretima* déjà pour les spermatocytes II, mais ici il est rare que la chromatine pénètre partiellement dans le blastophore, nous n'avons observé ce phénomène que dans des cas pathologiques produits par l'influence d'une Grégarine parasitant le blastophore.

La spermatide est très pauvre en cytoplasme, la plus grande partie de celui qui reste est maintenant accumulée dans la région distale de la cellule et c'est là aussi que se trouve l'idiozome déjeté légèrement en dehors de l'axe cellulaire (fig. 18). Comme chez *Lumbricus*, l'idiozome se trouve constamment là où existe, accumulée, la plus grande masse de cytoplasme.

Métamorphoses de la spermatide

Après un stade de repos, la chromatine de la spermatide rentre en activité et subit toute une série de transformations qui donneront les spermatozoïdes.

Le noyau devient piriforme, avec sa pointe tournée vers la région distale de la cellule. Dans son intérieur, la chromatine se tasse et forme un amas granuleux très serré, mais moins compact que chez *Lumbricus* ; il semble que les fibres du réseau

douées d'une certaine élasticité se raccourcissent et se brisent de façon à ce que le noyau paraît formé d'une masse de grains chromatiques disséminés régulièrement dans toute son étendue (fig. 19) ; ces grains s'émiettent de plus en plus pendant que se produit l'allongement du noyau. Cet amas chromatique se rassemble bientôt au centre du noyau, entre lui et la membrane nucléaire on aperçoit un espace clair (fig. 19) observé également chez *Lumbricus* et chez divers Vertébrés ou Invertébrés, par beaucoup d'auteurs. Cet espace n'est pas visible bien longtemps, il ne tarde pas à disparaître en même temps que la membrane nucléaire. La chromatine se fragmente en grains de plus en plus ténus, sauf à la périphérie où persistent des grains un peu plus volumineux qui font légèrement saillie dans le cytoplasme. Le noyau, en s'allongeant, prend la forme d'un fuseau ; les grains chromatiques d'abord fortement colorables le deviennent de moins en moins à mesure qu'ils diminuent de volume (fig. 20); ceux de la surface, restés plus volumineux, conservent aussi une coloration un peu plus foncée (fig. 34).

Les extrémités du fuseau s'épaississent de façon à ce que le noyau, de fusiforme devient cylindrique en continuant à s'allonger. Le noyau a alors l'aspect d'un bâtonnet cylindrique qui peut atteindre jusqu'à 22 à 24 μ de long. Les grains chromatiques commencent à se tasser et la colorabilité augmente.

L'emploi du Mann nous donne des résultats analogues à ceux que nous avons signalés chez *Lumbricus*. Lorsque le noyau s'est étiré en fuseau, il est constitué par une accumulation de fines granulations chromatiques colorées en bleu pâle ; on voit bientôt apparaître à la surface de grosses croûtes d'un bleu intense qui ont l'aspect indiqué sur la figure 35, et sont assez régulièrement disposées ; le noyau a en ce moment l'aspect caractéristique d'une silique de Crucifère très commune, la Ravenelle, il rappelle celui du noyau de la spermatide du Gecko figuré par Prenant (1889), puis les constrictions se resserrent et le noyau devient moniliforme, il paraît constitué

par une série linéaire de boules à intérieur clair, à contours fortement colorés en bleu et d'épaisseur non uniforme, séparées par des tronçons cylindriques plus étroits, bleu clair (fig. 36). La longueur de l'ensemble atteint de 21 à 22 μ. La disposition des boules se régularise (fig. 37) ; puis on a une masse cylindrique centrale dont la teinte vire au rouge et sur laquelle sont appliqués de petits bâtonnets bleu foncé, l'ensemble prend une teinte violacée (fig. 38). La longueur du noyau est alors de 19 à 20 μ. Les bâtonnets bleus, d'abord assez saillants, le deviennent de moins en moins, puis ils disparaissent, le noyau a pris une teinte rouge et atteint sa longueur définitive 17 à 18 μ (fig. 39).

Pendant que se produisent ces métamorphoses du noyau, le cytoplasme ne demeure pas inactif. Il se comporte à peu près de la même façon que chez *L. herculeus*. Après la mitose, la plus grande partie s'est écoulée dans le blastophore qui a pris un développement assez considérable. Le reste s'accumule dans la région distale et il s'en écoule au dehors, le long du filament émané des centrosomes, une portion qui donnera la queue du spermatozoïde.

Lorsque le noyau a acquis sa forme définitive, on aperçoit pendant quelque temps encore, comme chez *L. herculeus*, à son extrémité postérieure, à la base du filament caudal, un léger renflement cytoplasmique en ampoule (fig. 21), puis à la maturité ce renflement a disparu.

Centrioles. — Nous avons dit, en étudiant les mitoses que chez *Pheretima* les centrioles ne font plus hernie à la périphérie cellulaire. A la fin de la dermière mitose, nous voyons le centriole de la spermatide logé dans une petite encoche située au centre de la région convexe de la calotte chromatique. Lorsque le noyau s'est reconstitué et que la chromatine s'est distribuée dans tout le noyau sur le réseau de linine, le centriole disparaît, il paraît vraisemblable qu'il s'applique très étroitement contre la membrane nucléaire et il n'est plus possible

de le mettre en évidence. On le voit reparaître au début des métamorphoses de la spermatide.

A ce moment, dans la région distale de la cellule, la membrane nucléaire se soulève légèrement en un cône dont le sommet est occupé par un point fortement coloré qui est le centriole. On voit ensuite une baguette, analogue à celle de *Lumbricus*, qui fait saillie au dehors soulevant faiblement la surface cellulaire. Les phénomènes qui amènent la transformation des centrioles en pièce intermédiaire sont tout à fait analogues à ceux que nous avons rencontrés chez *Lumbricus*. Il y a simplement cette différence que le « Mittelstück » reste séparé par une vacuole du noyau tant que l'allongement de celui-ci n'est pas achevé, cette vacuole disparaît ensuite et l'extrémité antérieure de la pièce intermédiaire se soude à la tête.

Idiozome. — L'idiozome occupe la même situation que chez *Lumbricus*. Nous avons dit plus haut que parfois, chez les spermatogonies et les spermatocytes, au lieu de présenter l'aspect typique en sphère ou en fuseau, et de se colorer par les colorants cytoplasmiques, il se colore fortement par la laque ferrique et paraît constitué par 2 grains piriformes étroitement accolés par leur grosse extrémité ou de 2 bâtonnets courts placés bout à bout. Cet aspect persiste dans la spermatide. L'idiozome se place parallèlement à la baguette qui unit les centrioles et reste visible en ce point jusqu'à ce que l'histogenèse du spermatozoïde soit achevée. Ici donc, de même que chez *Lumbricus*, l'idiozome ne participe pas à la formation de l'acrosome, cette particularité est très caractéristique des Oligochètes, elle n'a été, jusqu'à présent, observée chez aucun autre animal.

Mitochondries. — Des deux grains mitochondriaux qu se trouvent accolés à la membrane nucléaire de la spermatide dans la région proximale, l'un se place latéralement, à côté du noyau qui est devenu fusiforme (fig. 20), puis il se rapproche

de l'extrémité distale et vient s'accoler à l'idiozome, parfois il fait alors légèrement saillie au dehors constituant un « Aussenkörper » rudimentaire. Cette formation existe rarement chez *Pheretima* et elle est toujours réduite à une petite bosse de forme variable, mais rattachée au corps cellulaire de la spermatide par une large surface.

Le 2e grain mitochondrical reste proximal, nous n'avons pu suivre exactement son évolution. Dans quelques préparations colorées par le Mann, on aperçoit à l'extrémité proximale du noyau alors fusiforme de la spermatide un petit cône clair dont le sommet est occupé par un point fortement coloré (fig. 34); cette production est absolument symétrique de l'appareil centrosomien placé à l'autre extrémité. Ceci est peut-être le début de la formation de la pointe, et le grain terminal serait le 2e grain mitochondrial qui donnerait la boule terminale intrablastophorienne du « Spitzenstück » si semblable à l'«Aussenkörper». Mais c'est là une simple hypothèse que nous n'avons pu vérifier.

Spermatozoides. — Le spermatozoïde mûr offre sensiblement le même aspect que celui des Lombriciens, la queue est un peu plus allongée et atteint jusqu'à 6 fois la longueur de la tête au lieu de 2 à 3 fois comme chez *L. herculeus*, elle est aussi faiblement sinueuse vers sa base.

La tête cylindrique, fortement colorée atteint en moyenne 18 μ de long, en avant, la pointe ou acrosome mesure environ 2 μ 5, en arrière la pièce intermédiaire, impossible à distinguer de la tête dans le spermatozoïde mûr, ne dépasse guère 1 μ et la queue qui lui fait suite dépasse 110 μ.

Blastophore. — Nous avons vu qu'au moment où les cellules germinales tombent du testicule dans les vésicules séminales, elles sont soit isolées, soit réunies par bouquets de 2, 4, 8. Au point où les pédicules de ces diverses cellules se rattachent les uns aux autres se trouve un petit amas de cytoplasme

qui peut être considéré comme l'origine du blastophore ; mais en réalité, le blastophore n'apparaît nettement qu'après la 1re mitose de réduction. Il se forme comme chez *Lumbricus* par gonflement et confluence des pédicules d'un groupe folliculaire, et n'est jamais nucléé.

Les coupes du testicule de *Pheretima* rappellent beaucoup celles que Depdolla figure chez *Allobophora fœtida*. On observe en effet dans ces coupes deux sortes de noyaux : les uns très grands, sphériques, à chromatine peu abondante, formée de grains accolés à la membrane, le centre du noyau étant occupé uniquement par le suc nucléaire; les autres plus petits, elliptiques, à réseau chromatine plus dense, à suc nucléaire moins abondant. Ces petits noyaux allongés à chromatine tassée sont comme l'a remarqué Depdolla les noyaux des cellules du stroma conjonctif qui constituent dans le testicule une sorte de réticulum servant de support aux cellules sexuelles : ce sont ces dernières qui sont pourvues de gros noyaux riches en suc nucléaire (fig. 22).

Je n'ai pas constaté chez *Pheretima* la disposition des gros noyaux en cercle autour des petits noyaux conjonctifs. Dans chaque maille du réseau se trouvent des îlots de cellules séminales (follicules de von Erlanger) ; chacun d'eux provient d'une cellule mère germinale primitive (Urkeimzellen). Dans un même follicule, les divisions sont synchrones : on trouve toutes les cellules à un même stade de la mitose, ce qui indique bien une origine commune. Les noyaux des cellules germinales, d'abord très grands, possèdent, comme nous l'avons dit, beaucoup de suc nucléaire, et peu de chromatine, celle-ci en grains assez volumineux accolés pour la plupart à la membrane. Il exsite en outre le plus souvent un nucléole. En se rapprochant du bord libre du testicule, les noyaux diminuent de plus en plus de volume, la chromatine apparaît en grains plus fins, plus nombreux disposés sur un réseau, la quantité de suc nucléaire diminue. Peu à peu les cellules séminales prennent l'aspect des spermatogonies que nous avons décrites précédemment.

Le blastophore provient comme nous le savons de la fusion des pédicelles qui réunissent en un même groupe un certain nombre de spermatocytes de 2e ordre issus d'un même follicule. Au début, son cytoplasme est donc absolument semblable à celui des cellules sexuelles qu'il supporte, il est très dense et finement granuleux, mais dépourvu de toute granulation chromatophile. Il ne présente pas de membrane externe différenciée, le cytoplasme est simplement un peu plus dense à la périphérie. Sa forme et ses dimensions sont variables on en observe de sphériques ayant de 10 à 15 μ de diamètre d'ellipsoïdes de 12 à 15 μ de petit axe sur 20 à 24 μ de grand axe, il y en a aussi de forme étoilée ou tout à fait irrégulière.

De très bonne heure, le blastophore présente dans son cytoplasme une grande quantité de granulations sidérophiles ; puis il se produit dans ce cytoplasme une série de transformations curieuses pendant les métamorphoses de la spermatide et surtout à l'approche de la maturité des spermatozoïdes.

On aperçoit d'abord quelques masses colorables par la laque ferrique, beaucoup plus volumineuses que les granulations signalées précédemment et dont la forme est très variable. C'est tantôt un amoncellement de petits grains de grandeurs diverses entourés ou non par une zone cytoplasmique claire, tantôt de gros grains isolés, arrondis ou allongés en bâtonnets, qui proviennent peut-être de la fusion des amas précédents. Parfois deux de ces grains se rapprochent ou s'accolent et sont entourés par une zone claire commune ; d'autres fois, un gros grain est contenu dans une masse de protoplasme dense, plus fortement colorable que le cytoplasme ordinaire par les mêmes colorants et le tout est entouré d'une zone claire comme dans les cas précédents. On peut observer encore dans ces espaces isolés qu'entoure une zone claire une balle cytoplasmique très dense mais sans aucune affinité pour les colorants nucléaires. Toutes ces différenciations (fig. 8, 9, 10, 11, 12 et fig. 21) ne doivent pas être confondues avec des noyaux, ce sont de simples tassements du cytoplasme plus denses,

plus colorés entre lesquels se trouve un protoplasme plus fluide et qui devient bientôt fortement vacuolaire. Les blastophores arrivés à ce stade s'étalent davantage sur la lame dans les frottis et paraissent très volumineux ; ils se déforment très facilement et présentent souvent une forme irrégulière. La fluidité extrême du cytoplasme à ce moment ainsi que l'absence de membrane différenciée autour du blastophore sont très favorables à la déhiscence des spermatozoïdes qui se détachent souvent en emportant un lambeau de blastophore à leur pointe, lambeau qui, du reste, ne tarde pas à se détacher et à se dissoudre ou à s'émietter dans le fluide qui remplit les vésicules séminales.

Les spermatozoïdes tombés, le blastophore dénudé se fragmente suivant les zones de moindre résistance et se disloque ainsi en un certain nombre de boules compactes qui ne tardent pas à être englobées par les phagocytes ; c'est là le processus observé par Bugnion et Popoff et par Depdolla chez *Lumbricus*

Le plasma de ces blastophores normaux garde toujours une teinte claire ; d'autres blastophores ont un cytoplasme dense, peu ou pas vacuolaire, plus foncé ; ils conservent une forme sphérique ou ovoïde régulière et paraissent moins volumineux. Leur cytoplasme est imprégné fortement par les colorants de la chromatine, il renferme parfois des îlots dépourvus de granulations et qui semblent constitués par une substance fluide ayant une certaine affinité pour l'hématoxyline et la safranine. Les spermatozoïdes se détachent difficilement de tels blastophores et l'on observe souvent ces blastophores encore recouverts de nombreux spermatozoïdes mûrs ou paraissant tels et qui sont contenus dans l'intérieur d'un phagocyte.

Anomalies. — Ces blastophores spéciaux se retrouvent dans les follicules anormaux que je vais décrire en quelques mots.

A côté des cellules séminales de la lignée normale, il existe quelquefois en effet des formes anormales que je n'ai jamais

vu aboutir à la formation de spermatozoïdes car elles sont le plus souvent très vite saisies et détruites par les phagocytes. Ces formes sont rares, mais elles sont assez importantes car elles présentent certains aspects du noyau que l'on observe dans les formes normales altérées par l'action des Grégarines (Gréganines velues).

Dans ces formes aberrantes, nous avons observé des spermatogonies, des spermatocytes et même des spermatides.

Les spermatogonies sont plus petites que les spermatogonies normales (fig. 23). Le noyau emplit presque totalement la cellule, il est excessivement pâle et renferme très peu de chromatine. Celle-ci est formée de grains excessivement ténus, peu nombreux, disposés probablement sur un réseau de linine, mais sur un réseau si fin que je ne suis pas arrivé à le mettre en évidence. Il existe un gros nucléole excentrique fortement colorable. La membrane nucléaire n'est pas colorée. La zone cytoplasmique en contact avec cette membrane est plus intensivement colorée que le noyau par les colorants nucléaires. Dans la région qui est tournée vers les pédicules, le noyau est aplati légèrement et en ce même point la zone cytoplasmique colorée est plus épaisse et renferme 2 centrioles assez volumineux ; l'idiozome est aussi logé là, dans une encoche du noyau.

Le noyau des spermatocytes est encore très volumineux, il remplit toujours la plus grande partie de la cellule ; son centre est occupé par un suc nucléaire clair, la chromatine s'est tassée en quelques grains accolés à la membrane. La très mince couche de cytoplasme qui entoure le noyau est elle-même fortement chromatophile ; ainsi que le cytoplasme du blastophore (fig. 24).

Les spermatides (fig. 25) ont un noyau à 4 ou 5 grains chromatiques très colorables ; aplati dans sa région distale comme celui des spermatogonies. En ce point, on observe dans le cytoplasme un amoncellement de grains fortement colorés par l'Hématoxyline ferrique. A l'extrémité opposée se voient l'idiozome et le filament caudal.

Le dernier stade de cette lignée spermatogénétique que j'ai observé est un bouquet de spermatides à noyau fusiforme représenté par la figure 26. Le blastophore toujours très foncé renfermait quelques sphères plus colorées que le reste, il mesurait 12 μ sur 11, quant aux spermatides, elles atteignaient 3 μ de long sur 0 μ 6 d'épaisseur.

Outre ces anomalies, il convient de noter aussi que, chez certains individus, un grand nombre de blastophores supportent des spermatozoïdes dans lesquels l'étirement du noyau ne s'est pas produit d'une façon régulière, de sorte que la tête du spermatozoïde présente un ou plusieurs renflements fusiformes (fig. 27). Ces renflements disparaissent-ils pour donner finalement des spermatozoïdes normaux? C'est un point que je n'ai pas élucidé, en tout cas, je n'ai jamais observé de spermatozoïdes ainsi mal formés libres dans les vésicules séminales.

IV. RÉSUMÉ

L'étude de la spermatogenèse chez les Oligochètes nous a permis d'observer diverses particularités intéressantes que nous résumons en quelques lignes.

Les spermatocytes de 1er ordre ne sont pas plus volumineux que les spermatogonies dont ils dérivent ; en outre le stade de synapsis n'étant pas toujours manifeste, il est assez difficile de distinguer ces spermatocytes de 1er ordre des spermatogonies. Seul l'état plus condensé de la chromatine dans leur noyau permet cette distinction.

La 1re division réductrice est suivie d'un stade de repos.

A chaque division, une partie du cytoplasme des cellules sexuelles est repoussée vers le centre du follicule spermatique et c'est ce reliquat plasmatique dépourvu de noyau qui constitue le blastophore. Celui-ci n'est donc jamais nucléé, au contraire de ce qu'avance Depdolla.

Au cours de l'histogenèse du spermatozoïde, le noyau de la spermatide passe par un stade de pseudo-métamérisation et il s'allonge de façon à atteindre une longueur beaucoup plus considérable que la tête du spermatozoïde mûr pour se raccourcir ensuite.

Pendant ce raccourcissement, la colorabilité de la chromatine change totalement. Elle se divise d'abord en deux couches : un manchon externe discontinu formé de grains basophiles et un cylindre axial acidophile. Puis les grains basophiles s'évanouissent et il ne reste que le cylindre acidophile qui constitue la tête du spermatozoïde mûr.

L'idiozome ne donne pas ici l'acrosome ou Spitzenstück du spermatozoïde, il se place à la base de la queue, tangentiellement à la baguette centrosomienne et contribue avec une grande partie des mitochondries à la formation du curieux appendice transitoire décrit par Depdolla sous le nom de « Aussenkörper » et qui semble homologue des « Nebenkernorgan » retrouvés par Retzius chez un grand nombre d'Invertébrés. Il entre dans la constitution du Mittelstück en formant avec les Mitochondries non rejetées le manchon cytoplasmique qui entoure la baguette centrosomienne axilaire.

Lorsque les spermatozoïdes sont mûrs, la zone externe du blastophore devenue très fluide leur permet de se détacher facilement. Le blastophore se fragmente ensuite en diverses balles cytoplasmiques qui sont phagocytées.

Grenoble, le 15 *novembre* 1908.

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE

1888. Ballowitz (E.). Untersuchungen über die Structur der Spermatozoen (Vögel) (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd XXXII).

1894. Ballowitz (E.). Bemerkungen zu der Arbeit von Dr phil. K. Ballowitz usw. nebt weiteren spermatologischen Beiträgen. (*Internat. Monatsschr. f. Anat. u. Phys.* Bd XI).

1880 Bloomfield (J.-E.). On the Development of the Spermatozoa Part. I Lumbricus. (*Quart. Journ. Micr. Sc.* Vol. XX.)

1904 Branca (A.). Les premiers stades de la formation du spermatozoïde chez l'Axolotl (Note préliminaire) (*Arch. Zool. exp* (4). Vol. II).

1905*a*. Brasil (L.). La résorption phagocytaire des éléments reproducteurs dans les vésicules séminales du *Lumbricus herculeus* Sav. (*C. R. Acad. Sc. Paris*, T.CXL).

1905*b*. Brasil (L.). Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées. (*Arch. Zool. exp.* (4). Vol. III).

1905. Bugnion (E.). et N. Popoff. La spermatogenèse du Lombric terrestre. (*Arch. d. Zool. exp.* (4). Vol. III).

1871. Butschli (O.). Ueber Bau und Entwicklung der Samenfäden bei Insecten und Crustaceen. I und II. (*Zeitschr. f. wiss. zool.* XXI Bd.)

1894 Calkins (G.-N.). On the History of the Archoplasm Mass in the Spermatogenesis of Lumbricus. (*Transact. of the New-York Acad. of Science.* Vol. XIII.)

1895. Calkins (G.-N.). The spermatogenesis of *Lumbricus.* (*Journ. of Morph.* Vol. XI.)

1905. Depdolla (Ph.). Untersuchungen über die Spermatogenese von *Lumbricus terrestris.* (*Zool. Anz.* Bd XXVIII.)

1906. Depdolla (Ph.). Beiträge zur Kenntnis der Spermatogenese beim Regenwurm. (*Lumbricus terrestris* L., Müll.). (*Zeitsch. f. wiss. Zool.* Bd LXXXI.)

1896*a*. Erlanger (R.-v.). Zur Kenntniss des feineren Baues des Regenwurmshodens und der Hodenzellen. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd XLVII.)

1896*b*. Erlanger (E.-v.). Nachtrag zum voringen. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd XLVII.)

1902. Foot (K.) et Strobell. The Spermatozoa of *Allobophora fœtida.* (*Am. Journ. of. Anat.* Bd I.)

1892. Hermann (F.). Urogenitalsystem : Struktur und Histiogenese der Spermatozoen. (*Merkel und Bonnet's Ergebniss.* II).

1898. Lenhossek (M. v.). Untersuchungen über Spermatogenese. (*Arch. f. mikr. Anat.* Bd LI.)

1901*a*. Loisel (G.). Sur la valeur de la chromatine nucléaire comme substratum de l'hérédité. (*C. R. des séances de la Soc. de Biol.* Paris. Vol. LIII.)

1901*b*. Loisel (G.). Formation des spermatozoïdes chez le Moineau. (*C. R. des séances Soc. Biol.* Paris. Vol. LIII.)

1901. Magini (G.). Sui cambiamenti micro-chimici degli spermatozoi nelle fecondazione (*Montepulciano*).

1897. Meves (F.). Bericht über die Zelltheilung. (*Merkel und Bonnet's Ergebniss Anat. Entw. Gesch.* Bd VI.)

1891. Pictet (C.). Recherches sur la spermatogenèse chez quelques In-

vertébrés de la Méditerranée. (*Mitth. Zool. Stat. Neapel.* Bd. X)

1889. Prenant (A.). Observations cytologiques sur les éléments séminaux des Reptiles. (*La Cellule.* Vol. IV.)

1901*a*. Regault (Cl.) La structure des tubes séminifères et la spermatogenèse chez les Mammifères. (*Arch. Anat. microscop* Vol. IV.)

1901*b*. Regault (Cl.). Variations de la chromatine nucléaire au cours de la spermatogenèse. (*C. R. des séances Soc. Biol.* Vol. LIII.)

1904. Retzius (G.). Zur Kenntniss der Spermien der Evertebraten. (Polychœten und Lamellibranchien) (*Verh. anat. Ges.* Bd XVIII).

1905 Retzius (G.). Zur Kenntniss der Spermien der Evertebraten. (*Biol. Untersuch. New Folg.* XI.)

1882. Sabatier (A.). De la spermatogenèse chez les Annélides. (*Revue Sc. Nat. Montpellier.* V. I, nº 3.)

1903 Voinov (D.-N.). La spermatogenèse d'été chez le *Cybister Rœselii.* (*Arch. de Zool. exp.* (4). Vol. I.)

1901. Zacharias (E.). Beiträge zur Kenntniss der Sexualzellen. (*Ber. D. Bot. Ges.* Bd XIX.)

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE X

Fig. 1. à 9. Divers stades de la spermatogenèse chez *Lumbricus terrestris.* Fixation au sublimé Schaudinn, colorations au Fer. Lichtgrün.

Fig. 1. Spermatogonies du *Lumbricus terrestris.* Chromatine en grains très fins, 1 ou 2 nucléoles. Dans la région proximale, idiozome avec ses diverses formes. × 1.300.

Fig. 2. Stade de synapsis. Idiozome proximal, centrioles presque tous dans la région distale. × 1.300.

Fig. 3. Mitose donnant les spermatides. Plaque, ou plutôt couronne équatoriale ; centrosomes faisant hernie hors de la cellule ; balles de cytoplasme condensé dans le blastophore. × 1.300.

Fig. 4. Fin de mitose. Idiozome fortement coloré visible à côté des restes fusoriaux. Ceux-ci sont coudés par suite du mode de division cytoplasmique (clivage). × 1.300.

Fig. 5. Fin de mitose L'appareil centrosomien en forme de baguette va du noyau à la pointe de la cellule, soulevant légèrement le cytoplasme. × 1.300.

Fig. 6. Reconstitution du noyau. Idiozome tangent à la baguette centrosomienne ; filament caudal sorti. × 1.300.

Fig. 7. Spermatides montrant une partie de leur chromatine refoulée dans le blastophore × 1.300.

Fig. 8. Condensation du noyau de la spermatide. Noyau entouré d'une vacuole. Grain centrosomien proximal double ; il va grossir et constituer un cône qui est l'ébauche du « Mittelstück). « Aussenkörper » visible avec l'idiozome à sa base. × 1.300.

Fig. 9. Noyau de la spermatide en voie d'étirement. Chromatine peu colorable, sauf gros grains saillants superficiels. Appareil centrosomien en forme de cône. Idiozome et aussenkörper. × 2.000.

Fig. 10 à 27. Spermatogénèse chez *Pheretima rodericensis.*

Fig. 10. Spermatogonies de *Pheretima rodericensis.* Idiozome et mitochondries dans la région proximale. Sublimé alcool. Fer. × 1.300.

FIG. 11. Deux spermatogonies à nucléoles en anneau. Idiozome et mitochondries. Sublimé alcool. Fer. × 1.300.

FIG. 12. Mitose des spermatogonies. Centrosomes à côté du fuseau, idiozome. Mitochondries en deux groupes égaux, un de chaque côté de la plaque équatoriale. Sublimé alcool Fer. × 1.300.

FIG. 13. Amas de spermatogonies disposées en 2 groupes de 8 qui vont se séparer par rupture du pédicelle d'union. Subl. alc. Fer. × 1.300.

FIG. 14. Synapsis. Idiozome proximal ; mitochondries et centrioles sont passés dans la région distale. Subl. alc. Fer. × 1.300.

FIG. 15. Spermatocytes II au repos. Idiozomes et centrioles presque tous dans la région distale, blastophore formé. Subl. alc. Fer. × 1.300.

FIG. 16. Fin de la mitose qui donne les spermatides. Restes du fuseau encore visibles ; accolés à eux se voient les grains mitochondriaux. Subl. alc. Fer. × 1.300.

FIG. 17. Reconstitution du noyau. Centrosome distal, mitochondries proximales, idiozome non visible. Subl. alc. Fer. × 1.300.

FIG. 18. Spermatides montrant l'appareil centrosomien et le filament caudal. Idiozome représenté par 2 grains tangents à l'appareil centrosomien. Aussenkörper rudimentaire. Subl. alc. Fer. × 1.300.

FIG. 19. Fragmentation de la chromatine qui se rassemble au centre du noyau en une masse entourée d'une zone claire. Appareil centrosomien conique ; idiozome; aussenkörper rudimentaire ; grains mitochondriaux tangents au noyau dans sa région distale. Subl. alc. Fer. × 1.300.

FIG. 20. Noyau en fuseau. Chromatine peu colorable, en grains fins ; idiozome tangent au cône centrosomien ; un grain mitochondrial visible dans le cytoplasme non loin de l'idiozome. Subl. alc. Fer. × 1.300.

FIG. 21. Spermatozoïdes immatures. Grain centrosomien distal et idiozome visibles dans l'ampoule cytoplasmique terminale. Condensations cytoplasmiques dans le blastophore. Subl. alc. Fer. × 1.300.

FIG. 22. Coupe d'une portion d'un testicule de *Pheretima*. Flemming. Safranine Lichtgrün × 1.300. *a*, noyaux des cellules germinales, riches en suc nucléaire ; *b*, noyaux plus petits à suc nucléaire moins abondant ; *c*, noyaux du stroma conjonctif.

FIG. 23. Spermatogonies anormales. × 1.300.

FIG. 24. Spermatocytes anormaux × 1.300.

FIG. 25. Spermatides anormales. × 1.300.

FIG. 26. Spermatides anormales dont le noyau est en voie d'étirement. × 1.300.

FIG. 27. Spermatozoïdes anormaux, à renflement fusiforme. × 1.300.

Dans ces figures, seul le début du filament caudal de la spermatide et du spermatozoïde sont représentés.

PLANCHE XI

FIG. 28 à 33. × 1.300. Divers stades de la transformation de la spermatide en spermatozoïde chez *Lumbricus terrestris*.

FIG. 29. Coloration par Safranine-Gentiane-Orange. Toutes les autres figures : coloration par le Mann.

FIG. 28. Blastophore supportant des spermatides de 20 à 22 μ. Une partie seulement des spermatides sont représentées. Chromatine peu colorable ; manchon plus foncé entourant cylindre axial pâle. A la place du « Mittelstück », ampoule cytoplasmique avec 2 grains latéraux très colorés (Mitochondries ?) — chromatine tassée à la pointe antérieure ; celle-ci se prolonge dans le blastophore en un court filament terminé par une boule creuse.

FIG. 29. Spermatide de 20 μ., montrant la métamérisation du noyau.

FIG. 30. Tassement de la chromatine et raccourcissement du noyau ; l'axe de celui-ci est violet ; de gros grains bleus irrégulièrement distribués font saillie à sa surface.

FIG. 31 et 32. Le nombre des épines superficielles augmente ; la teinte de l'axe vire au rouge. Le volume des épines diminue considérablement. L'ampoule cytoplasmique terminale a disparu. Le mittelstück est constitué.

Fig. 33. Spermatozoïdes mûrs rouges. Dans l'intérieur du blastophore, on continue à voir les petits prolongements terminés par une boule et qui donneront le spitzenstück.

Fig. 34 à 39. × 1.300. Spermiogenèse chez *Pheretima rodericensis*. Coloration par le Mann.

Fig. 34. Spermatides à noyau en fuseau se prolongeant par deux cônes plus clairs terminés par un point fortement coloré et qui représentent l'ébauche du « Mittelstück » et du « Spitzenstück ». Chromatine en grains fins ; à la surface, quelques granulations plus grossières.

Fig. 35. Spermatides à noyau en silique moniliforme. Chromatine en grains fins, peu colorables ; croûtes périphériques très colorées. Dans le blastophore des condensations cytoplasmiques en forme de boules apparaissent, les unes colorées en bleu, les autres en rouge.

Fig. 36 et 37. L'étirement de la spermatide se poursuit et le noyau devient moniliforme et assez régulièrement métamérisé.

Fig. 38. L'axe du noyau est devenu violet ; les croûtes superficielles se réduisent à des grains bleus appliqués sur l'axe et alternant à peu près régulièrement. Le centriole distal est visible à l'extrémité du Mittelstück.

Fig. 39. Spermatozoïdes mûrs, rouges.

Dans toutes ces figures, on n'a représenté que le début du filament caudal.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome X, p. 447 à 547, pl. XII à XV.
10 Mars 1909.

ÉTUDE
SUR LES FORMES PREMIÈRES DE LA NOTOCORDE
ET SUR
LES AFFINITÉS NATURELLES DES CORDÉS

PAR
LOUIS ROULE
Professeur à la Faculté des Sciences de Toulouse.

INTRODUCTION

Ce travail donne une suite à celui que j'ai publié jadis (1900) sur le développement embryonnaire de *Phoronis*. Je terminais ce dernier en faisant remarquer l'intéressante concordance établie entre quelques dispositions de l'Actinotroque, larve des Phoronidiens, et certaines dispositions similaires, primitives, de l'embryon des Cordés. La ressemblance porte sur la notocorde et le neuraxe de celui-ci, sur le diverticule ventral et le vestibule préoral de celle-là. On peut considérer ce diverticule et ce vestibule comme représentant un état premier, et fort simple, du cordon notocordal et du tube neuraxile. Cette homologie s'interrompt de façon précoce, car les organes correspondants subissent deux évolutions fort différentes : ils s'atrophient chez l'une; alors que, chez l'autre, ils se compliquent, s'étendent, et revêtent leur allure caractéristique. Il n'en est pas moins vrai, malgré cette opposition ultérieure et cet avenir

contraire, qu'ils ont eu un moment de complète concordance, et ce moment vaut d'être relevé. Sa connaissance particulière permet, en effet, de mieux comprendre, la touchant par sa base même, celle de l'organisme Vertébral.

La chose ne souffre pas de trop grandes difficultés au sujet du neuraxe. Les recherches s'y accordent sensiblement. Tous les auteurs, qui ont tenté de se représenter les phases premières de cet appareil, l'ont fait en se figurant une gouttière médiane, qui se convertirait en un tube par la soudure de ses bords à partir de la bouche primitive. Les états initiaux de ce tube, lorsqu'il est encore de faible longueur, ouvert au dehors d'une part, raccordé d'autre part à l'enteron par l'entremise du canal neurentérique, s'assimileraient donc à ceux d'un vestibule préoral, qui prolongerait l'ouverture buccale. La comparaison d'un tel système avec le vestibule de l'Actinotroque, établi de même, se peut soutenir aisément : il y a, dans les deux cas, mêmes procédés génétiques essentiels, mêmes dispositions finales, mêmes connexions avec les parties voisines. La concordance s'accuse de son mieux.

Il n'en est plus ainsi au sujet de la notocorde. Cette dernière, chez les seuls animaux qui en possèdent vraiment une, les Tuniciers, les Acraniens, les Craniotes, montre une conformation typique, dont on n'aperçoit point ailleurs l'équivalent. L'organe consiste en une baguette pleine, compacte, ne contenant aucune cavité véritable, n'ayant que des vacuoles cellulaires. Ce cordon se place sous le neuraxe, entre ce dernier et l'intestin primitif ; il provient, génétiquement, de cet intestin, mais il perd rapidement avec lui toute relation de ce genre, et ne garde, de ses connexions premières, qu'un strict rapport de contiguïté. Toute continuité a disparu. Or, l'Actinotroque offre un cas bien différent. Le diverticule ventral, s'il dérive de l'intestin larvaire, ne se sépare point de lui, et reste adhérent à sa zone génétique. De plus, si ses cellules subissent une modification vacuolaire, elles se groupent, par surcroît, autour d'une cavité interne, ouverte dans l'intestin ; l'organe est creux, non pas

plein. La ressemblance se trouve donc en défaut. Il devient malaisé de considérer comme homologues, malgré leurs concordances d'autre sorte, un petit cul-de-sac entérique et une longue baguette compacte. La démonstration, bornée à ces documents, reste inachevée.

On ne doit pas songer à la compléter en ce qui concerne la larve de *Phoronis*. Celle-ci ne peut donner davantage, puisque l'appareil en cause se détruit. Invoquer d'autres similitudes avec des organes de même sorte, pris chez les Ptérobranches et les Entéropneustes, n'aboutirait jamais qu'à des conjectures, non à des certitudes, car on se heurterait à des objections identiques. Il faut se retourner, et s'adresser aux Cordés véritables, examinant chez eux l'origine, et les formes premières de leur notocorde. Si ces formes, d'emblée, et sous leur état le plus simple, ne diffèrent point de celles qui les suivent : alors les ressemblances initiales, qui semblent leur correspondre, ne dépassent point une limite où il devient oiseux de discuter si elles sont valables ou incertaines, car toute précision réelle leur ferait défaut. Mais si ces concordances se rendent plus nettes, si la notocorde des vrais Cordés montre, à son début, une disposition comparable à celle qui demeure ailleurs: alors ces ressemblances se précisent avec force, et dénotent une homologie primitive, fondamentale, qu'il sera désormais impossible de laisser inaperçue.

Tel est l'objet du présent travail : rechercher les formes premières de la notocorde, et les évaluer en comparaison des dispositions similaires, ou paraissant telles, que l'on a signalées chez d'autres animaux. Cette étude conduit ainsi à une fin, qui sera traitée aussi brièvement que possible : la discussion, d'après les documents fournis en ce mémoire, des affinités naturelles des Cordés. Je ne m'attacherai que d'une façon secondaire, et presque épisodique, à la critique des nombreuses opinions exposées à cet égard. Chacun se fait, en ces controverses, sa raison personnelle, et l'on n'attend guère d'un auteur que ce qu'il apporte de nouveau.

Mes recherches ont porté sur les larves urodèles des Tuniciers et sur les embryons des Téléostéens. Je ne me suis point occupé des Acraniens, car l'excellent mémoire de CERFONTAINE (1905-06), complétant les études antérieures, donne au sujet de ces animaux toutes les indications nécessaires. Si j'ai ainsi borné mes observations, ou mes discussions, à ces trois groupes, la cause en est que seuls, à mon avis, ils sont capables de fournir des renseignements d'une valeur indiscutable. La notocorde se présente chez eux, et pour ainsi dire, à l'état de pureté. Au moment de son éclosion, la larve ne possède qu'elle pour tout squelette interne : aucun complément, future ébauche des vertèbres et du crâne, ne se montre encore, soit qu'il n'existe point, soit qu'il n'apparaisse que plus tard. Il est donc loisible de suivre, depuis son extrême début, la genèse du cordon notocordal, car nulle disposition collatérale n'entrave la recherche : la notocorde reste seule, avec sa structure typique selon son état fonctionnel, sous ses caractères essentiels les plus simples et les plus précis.

Les deux premiers chapitres traitent des faits, et de leur critique immédiate. Le troisième est consacré à la discussion générale des documents obtenus ; le dernier à ses conséquences quant à l'appréciation des affinités naturelles des Cordés.

CHAPITRE PREMIER

LA FORME PREMIÈRE DE LA NOTOCORDE CHEZ LES LARVES URODÈLES DES TUNICIERS

I. — L'espèce examinée est *Ascidia mentula* L. Cette espèce est, dans la Méditerranée, assez répandue ; j'entends par là que les individus en sont clairsemés d'habitude, mais qu'on les rencontre dans des localités nombreuses. Sa fréquence, en tout cas, est inférieure à celle d'autres espèces de Phallusiadées, *Ciona intestinalis* L., *Ascidiella aspersa* O. F. M., *Phallusia mamillata* Cuv. par exemple, qui abondent dès que les con-

ditions de milieu les favorisent. Elle habite les prairies de Zostères, et les fonds de vase, de graviers, qui les entourent; elle se rapproche rarement des roches littorales. On la pêche à Banyuls assez souvent, et c'est là, au Laboratoire Arago, grâce à cette facilité, que j'ai effectué les recherches servant de base au présent travail.

J'ai choisi cette espèce, malgré sa rareté relative, en raison des commodités qu'elle offre à l'étude. Pendant la saison chaude, et jusqu'en automne, la plupart des individus ont leurs conduits sexuels bourrés d'œufs et de sperme. La fécondation artificielle, à défaut de la naturelle, réussit presque toujours. Enfin, la transparence des embryons, malgré les enveloppes ovulaires, celle des larves libres et des états post-larvaires, sont plus grandes, toutes proportions gardées, que chez la plupart des autres Tuniciers. *Ascidia mentula* donne aux naturalistes un matériel de premier ordre, autant au sujet du développement du têtard, qu'à celui des transformations subies par l'individu après sa fixation.

Aussi plusieurs auteurs, à diverses reprises, se sont-ils adressés à cet être pour leurs travaux. Aucun, cependant, n'a fait de son ontogénèse une relation complète, et suivie ; les documents sont presque toujours destinés à quelque démonstration particulière. Kupffer (1872) décrit une larve libre, prise quelques instants avant sa fixation, pourvue d'un début d'invagination buccale, d'une ébauche branchiale et d'une ébauche intestinale déjà distinctes l'une de l'autre; il signale la présence, dans la queue, de nerfs spinaux placés à distances égales, et se succédant selon une disposition métamérique. Dix ans plus tard, Metschnikoff (1882), dans ses études embryologiques sur la gastrulation, observe certaines des phases préliminaires du développement, mais ne les mentionne et ne les utilise que dans la mesure où elles servaient à ses conceptions. Enfin Willey (1893) publie, en 1893, des recherches où il mentionne avec soin la forme, l'évolution du neuraxe, et le déplacement subi par l'organe sensoriel.

II. — Les œufs de cette espèce sont petits; ils mesurent, en moyenne, un cinquième de millimètre de diamètre. Le développement embryonnaire est rapide, tout en comportant de nombreuses et considérables inégalités. D'ordinaire, vingt-quatre à vingt-six heures suffisent à l'ovule, depuis le moment de sa fécondation, pour se convertir en une larve urodèle. Il est donc aisé, pour peu que l'on dispose d'un nombre suffisant d'individus, utilisés comme reproducteurs dans la fécondation artificielle, d'avoir à volonté tous les états de l'ontogénèse, et de pouvoir les comparer entre eux.

La planche I montre les principaux de ces états, vus par transparence, tels qu'ils se présentent, abstraction faite des éléments de l'enveloppe ovulaire. Le grossissement des dessins est de $\frac{150}{1}$. La figure 1 est celle d'un ovule, pris quelques instants après la gastrulation ; la tâche foncée du centre est donnée par la cavité entérique (archenteron). Dans la figure 2, cette cavité s'étend vers l'arrière (ou le bas) en s'effilant, et s'entoure d'une bordure semi-annulaire, qui se laisse distinguer à cause de l'aspect particulier que commencent à revêtir ses éléments constitutifs ; cette bordure n'est autre que l'ébauche de la notocorde. De plus, l'embryon entier, autrefois sphérique, devient ovalaire. Cette modification s'accentue dans la phase de la figure 3 ; non seulement l'ovale se précise, mais encore un léger étranglement prend naissance, qui distingue et sépare de la région supérieure plus large le bout effilé de l'ovale. En outre, les ébauches organiques déjà présentes se localisent dans chacune des deux parties ainsi établies : l'entérique dans la plus élargie, la notocordale dans la plus étroite. Cette troisième étape dans l'ontogénèse s'accomplit à peu près vers le milieu du temps employé au développement total ; on l'observe, en moyenne, de la douzième à la quatorzième heure. Elle marque la fin de ce que l'on peut grouper sous le nom de phases premières.

Plus tard, la queue et la notocorde, l'une contenant l'autre,

commencent à préparer leurs connexions spéciales, et à s'accuser nettement. Dans l'embryon de la figure 4, la zone effilée s'allonge et s'étire; mais, ne pouvant suivre son mouvement selon la normale en raison de l'opposition faite par l'enveloppe sphérique de l'ovule, elle dévie et se recourbe par en bas. Elle montre avec précision l'allure, et la disposition, d'un lobe grandissant, surajouté au tronc proprement dit, celui-ci se trouvant constitué par la zone élargie de la phase précédente. Ce lobe n'est autre que l'ébauche de la queue, où se loge en entier celle de la notocorde. Les relations ainsi ménagées se conservent désormais. La figure 5, où l'embryon est vu de côté, montre le progrès d'un tel développement. La queue, encore courte et large, se recourbe au-dessous du tronc presque arrondi. Celui-ci contient l'ébauche entérique, et, sur elle, l'ébauche cérébrale, visible à la manière d'une tâche de teinte un peu moins sombre. Le rudiment caudal renferme, suivant son axe, le cordon notocordal, dont l'extrémité antérieure avance quelque peu dans le tronc, pour se placer au voisinage de l'ébauche entérique. Dans la figure 6, ce rudiment est devenu plus long ; il s'étire en s'incurvant sur lui-même, selon la direction à lui donnée par la paroi intérieure de l'enveloppe ovulaire ; il conserve, à part ceci, les rapports déjà établis auparavant. Vers cette époque de l'ontogénèse, de la 14e heure depuis la fécondation à la 20e, les deux parts principales de la larve future, le tronc et la queue, sont prêtes, et n'ont plus qu'à s'achever.

Les phases ultérieures, qui s'accomplissent, d'ordinaire, en cinq ou six heures, conduisent la larve jusqu'à cet achèvement, et à l'éclosion. Elles offrent une remarquable opposition de croissance entre le tronc et la queue. Le premier subit des transformations de structure et d'aspect, mais non pas une augmentation de volume ; même, il diminuerait plutôt en tant que masse, si l'on tient compte des cavités qui grandissent en lui. Par contre, la seconde continue à s'allonger, et s'effile à mesure, revêtant ainsi une allure, et une conformation,

de plus en plus différentes et distinctes de celles du tronc. Les figures 7, 8, 9, montrent les principales étapes de cette série. Le tronc, portant dans son intérieur les cavités entérique et cérébrale — celle-ci pourvue dans sa paroi des rudiments sensoriels visibles comme petites taches d'une teinte très foncée, — s'allonge quelque peu en se rétrécissant, et produit sur son extrémité libre les vestiges des papilles adhésives. La queue, tout en s'étirant, est obligée de décrire un cercle presque complet, et de placer son bout terminal contre l'un des côtés du tronc. A ce moment, l'éclosion s'accomplit par la rupture de l'enveloppe, déjà altérée d'une part, parvenue d'autre part à sa limite d'élasticité.

La figure 10 représente une larve, prise à l'instant même où l'éclosion vient de se terminer. Les mouvements sont rares encore ; la queue, tout en se détendant et s'écartant du tronc, conserve l'attitude gauchie qu'elle avait lorsque l'enveloppe ovulaire l'enserrait. Ceci ne tarde pas à disparaître. Les mouvements se font de plus en plus actifs. La baguette notocordale se dispose progressivement d'après la posture rectiligne que lui donne sa constitution particulière, et place la queue, qu'elle soutient, selon la normale derrière le tronc. Les myocytes, qui la flanquent à droite et à gauche, se contractent, et font onduler cette queue. La larve devient agile, et capable de nager. Elle mesure, étalée, jusqu'à un millimètre de long ; malgré sa transparence, on peut la suivre de l'œil dans le bac où on l'élève. Cette période d'activité ne dure pas longtemps. Le petit être se laisse souvent tomber, se relève de moins en moins, finalement s'attache à demeure, et subit alors les transformations de sa métamorphose post-larvaire.

Le trait prédominant, dans cette ontogénèse ainsi vue de l'extérieur et bornée aux changements de la forme, réside dans le contraste entre le tronc et la queue. Celle-ci n'équivaut point à une région terminale de celui-là, qui se délimiterait sur le tard, et ne posséderait aucune indépendance véritable. Sa valeur est toute autre. Elle s'ébauche hâtivement, grâce

à une différenciation effectuée sur le corps entier ; puis, dès ce moment, elle conserve son autonomie. Elle grandit, s'allonge, se modifie pour son compte, sans emprunter au tronc en quoi que ce soit. Elle est, à vrai dire, un lobe du corps, attaché au tronc, mais n'ayant avec ce dernier, sauf cette relation nécessaire de contiguïté, aucun rapport d'autre sorte. Cette notion préliminaire a son importance quant à la signification, à l'homologie, de cette queue, et de la notocorde qu'elle contient.

III. — La larve libre possède la structure caractéristique, dont les termes principaux sont connus. Elle s'entoure d'une mince enveloppe tunicale, plus épaisse autour du tronc que de la queue ; les crêtes aliformes de cette dernière, très fragiles, s'insèrent en deux rainures longitudinales, peu profondes, dont chacune parcourt la ligne médio-dorsale et la ligne médio-ventrale de l'appendice caudal. La substance de la tunique larvaire s'amincit à divers niveaux, et notamment vers l'extrémité antérieure du tronc, où elle manque aux sommets des papilles adhésives. Celles-ci sont longues, épaisses, constituées par des éléments cylindriques; alors que, partout ailleurs, les cellules ectodermiques sont cubiques ou aplaties.

La vésicule branchio-intestinale n'a pas encore, quelques instants après l'éclosion, son orifice buccal. Elle en indique seulement l'ébauche, grâce à un diverticule antérieur et supérieur qu'elle pousse au-devant d'une dépression ectodermique dirigée en sens inverse. Elle montre les deux fentes branchiales primitives. Aucune autre différenciation n'existe encore. C'est seulement un peu plus tard que prend naissance le rudiment intestinal.

Le neuraxe se termine en avant par une volumineuse vésicule sensitive, encore fermée du côté de la bouche. Les dimensions de cette vésicule sont telles qu'elle presse sur la paroi branchio-intestinale placée au-dessous, et creuse à ses dépens une fosse profonde, où elle se loge : de ceci découle la forme en

croissant affectée par cette paroi sur les coupes longitudinales. L'ampoule sensitive se prolonge, en arrière, avec la seconde vésicule cérébrale, dite souvent ganglion. Cette dernière, plus étroite, légèrement élargie en son milieu, possède aussi des parois épaisses ; mais sa cavité n'a qu'un faible diamètre. Elle se prolonge, à son tour, avec le tube nerveux, qui sort du tronc, se place au-dessus de la notocorde, pénètre dans la queue, et s'y étend jusqu'au bout. Sa cavité, d'abord très fine, mais visible, paraît à mesure disparaître entièrement, au point que l'extrémité terminale du neuraxe se montre, sur les coupes, comme un étroit cordonnet plein.

Les organes qui occupent l'intérieur du tronc ne sont point tassés sans interstices, mais laissent entre eux des espaces fort apparents. Ceux-ci composent, dans leur ensemble, un schizocœle larvaire, où se trouvent des éléments cellulaires, soit isolés, soit groupés, mais, en tout cas, et d'après leur allure présente, assimilables en leur totalité à un mésenchyme embryonnaire. Il n'en est, dans l'appendice caudal, que partiellement ainsi ; des espaces schizocœliens y existent bien, quoique plus étroits, mais les éléments mésodermiques affectent une disposition plus régulière. Il est à signaler, notamment, dans la zone même de jonction du tronc et de la queue, l'arrangement de plusieurs de ces éléments, qui s'irradient, en sens oblique ou transversal, de la notocorde à la paroi ectodermique, et composent ainsi une sorte de cloison inégale, incomplète.

Ph. Heinemann (1905) a décrit la structure de la queue des larves urodèles, d'après celles de *Ciona intestinalis*, de *Molgula nana* et de *Clavelina lepadiformis*. La notocorde constitue l'axe de l'appendice. Au-dessus d'elle se place le cordon neuraxile, contenant une étroite cavité, que limite une paroi faite de trois ou quatre cellules. Au-dessous, se trouve le cordon subnotocordal (*cordon endodermique, cordon cellulaire caudal, cordon ventral*) composé de deux ou trois files cellulaires juxtaposées. Enfin, la notocorde est flanquée, sur chacun de ses côtés, de deux ou trois myocytes épais, accolés, formant une

épaisse plaque musculaire. La notocorde s'entoure ainsi d'une enveloppe complexe, continue, constituée par le neuraxe dorsal, le cordon subnotocordal ventral, les deux plaques musculaires latérales. Il en est de même chez *Ascidia mentula*.

La notocorde de la larve éclose est épaisse, cylindrique, d'égal diamètre. Ses cellules, autrefois distinctes, sont presque confondues en un syncytium. Cette modification va de pair avec l'apparition, et l'extension. des vacuoles qui se creusent dans sa substance, et qui sont déjà nombreuses, spacieuses pour la plupart. Ces cavités, de dimensions inégales, réduisent le cytoplasme à un réseau aux fins trabécules. De concert avec les disques bi-convexes intercellulaires, elles refoulent la plupart des noyaux vers la périphérie. Ceux-ci composent alors, avec le cytoplasme qui les accompagne, une véritable limitante périphérique, homologue de la limitante interne des embryons des Vertébrés ; et la majeure part de la notocorde consiste, à l'intérieur de cette dernière, en un réseau vacuolaire, encore identique à celui des Vertébrés.

Le neuraxe repose directement sur la notocorde. Que sa cavité, suivant les régions, soit réelle ou virtuelle, l'appareil entier n'en est pas moins assimilable à un cordon tubuleux. Il fait le pendant du cordon subnotocordal, dont la valeur, malgré une certaine ressemblance dans les connexions, est toute autre. Ce dernier cordon s'étend, dans la queue entière, au-dessous de la notocorde, comme le neuraxe le fait au-dessus. Mais il ne pénètre pas dans le tronc, et se localise dans l'appendice caudal ; même son extrémité antérieure, voisine du tronc, dissocie ses éléments, et leur donne une allure mésenchymateuse, semblable à celle des cellules mésodermiques situées non loin, dans la région postérieure du tronc. En outre, il n'équivaut pas à un tube ; il se compose seulement de deux, ou de trois files cellulaires, qui parcourent ensemble, parallèlement, la partie ventrale de la queue, où elles occupent l'espace ménagé entre la notocorde et l'ectoderme. Ses cellules constitutives sont ovalaires ou arrondies ; elles ne se touchent

que faiblement, et laissent entre elles des interstices appréciables ; leur cytoplasme n'offre rien de spécial. En somme, ce cordon apparaît plutôt comme un assemblage d'éléments indifférents, que comme un organe véritable, localisé, ayant structure précise et complète.

Les termes exprimant la position dorsale ou la ventrale sont pris ici en fonction du plan médian passant par la notocorde et le neuraxe, contrairement à l'état ordinaire de la queue, qui est tordue par le côté. Il en va de même pour la position des plaques musculaires, qui sont essentiellement latérales. Semblables et symétriques, chacune d'elles a la forme d'une bandelette épaisse, directement appliquée contre la moitié correspondante de la notocorde, sauf emplacements du neuraxe et du cordon subnotocordal, et accolée étroitement à la limitante. Chaque plaque accompagne donc la notocorde suivant sa longueur. Sur les sections transversales, elle montre qu'elle se compose de trois myocytes superposés, le premier intercalé au neuraxe et au deuxième, celui-ci intermédiaire, le troisième logé entre le deuxième et le cordon subnotocordal. Ces myocytes ont une structure identique : leur myoplasme contractile, fibrillaire, occupe leurs zones superficielles seules, et non toute leur épaisseur ; la majeure part, interne, de l'élément se borne à un cytoplasme granuleux. Malgré la faible quantité de leur substance contractile, ces myocytes déploient cependant une puissance suffisante pour vaincre la résistance de la notocorde, et mouvoir la larve en permettant à la queue d'onduler.

Abstraction faite du neuraxe et du cordon subnotocordal, la notocorde s'entoure donc d'un étui musculaire divisé en deux moitiés latérales, symétriques et antagonistes. Chacune de ces dernières dispose ses éléments avec une certaine régularité ; elle présente une myomérie véritable, et signalée, tellement elle s'offre parfois avec netteté sur les larves vivantes, par les premiers observateurs. Les myocytes sont courts, de forme losangique : ils se rangent à la file, les uns derrière les autres, dans chaque bandelette, tout le long de la notocorde. Ils ne

s'y placent point de manière indéterminée : les groupes transverses de trois myocytes se suivent régulièrement, en s'engrenant mutuellement, grâce à cette forme losangique des éléments musculaires. Les zones de jonction, et d'engrenage, ne sont point transversales franchement, mais obliques. La myomérie, par suite, n'est pas aussi nette que chez les animaux dont les plans de métamérisation s'ordonnent selon des perpendiculaires à l'axe longitudinal du corps. Elle n'en existe pas moins ; exigée, du reste, par la nécessité supérieure d'égaliser et d'équilibrer les contractions particulières pour en composer des mouvements généraux et rhythmés.

L'ectoderme caudal est mince, fait de cellules aplaties, dont les membranes sont souvent indiscernables ; les éléments ne deviennent quelque peu plus épais, et distincts, que dans les deux rainures, l'une dorsale, l'autre ventrale, où s'attachent les crêtes aliformes. Ce feuillet ectodermique ne s'accole pas directement, sans intervalles, aux plaques musculaires. Il laisse entre elles et lui des interstices spacieux, homologues des cavités schizocœliennes du tronc. De place en place, sans régularité apparente, des cellules isolées, homologues à leur tour des éléments mésenchymateux du tronc, occupent ces interstices, s'accolent à la face interne de l'ectoderme. Il en résulte qu'une section transversale de la queue reproduit, en strict résumé, sans montrer de canal digestif ni d'enterocœles, une section transversale d'embryon de Vertébré. On y voit la notocorde, surmontée du canal neuraxile, entourée des myomères latéraux. Ceux-ci, par rapport aux cavités schizocœliennes, composent une sorte de feuillet splanchnique, dont le pendant somatique serait fait des quelques cellules mésenchymateuses éparses contre l'ectoderme. La ressemblance est frappante, et l'on comprend aisément qu'on l'ait relevée, la considérant comme complète et entière. Reste à savoir, cependant, si elle exprime vraiment les affinités naturelles, ou si elle n'est pas le simple résultat d'identiques conditions de pur mécanisme.

IV. — Les phases qui précèdent l'éclosion, au cours desquelles se façonne l'organisme larvaire, donnent sur ce sujet plusieurs indications.

La figure 15 montre, sur une section verticale et médio-longitudinale, chez une larve de 20 à 22 heures et non éclose encore, la structure du tronc et celle de la base de la queue. Les organes y sont déjà comme dans les régions correspondantes de la larve libre, mais moins évolués. Le tronc est ramassé sur lui-même, plus court et plus épais. Les papilles adhésives sont à l'état d'ébauches ; de même l'invagination buccale future ne se laisse discerner que par ses cellules un peu plus hautes que les éléments ectodermiques avoisinants. Le neuraxe possède ses deux vésicules antérieures, la sensitive et la ganglionnaire, dont les parois sont moins épaisses qu'elles ne le seront plus tard ; l'otocyste, en voie de déplacement, n'est pas encore franchement ventral. Dans la queue, les cellules notocordales sont bien distinctes les unes des autres. La baguette compacte qu'elles composent, accompagnées du neuraxe en dessus et du cordon subnotocordal en dessous, encadrée latéralement par les plaques musculaires, s'établit ainsi dans son état définitif, qu'elle se bornera à améliorer au moment de l'éclosion, sans le modifier. La figure 16, où se trouve dessinée une coupe transversale du tronc passant par la vésicule cérébrale antérieure et par l'otocyste, ne fait que corroborer les données connues.

La figure 17 représente en entier une larve du même âge que la précédente, mais moins avancée dans son développement. Elle est assez explicite pour se passer de description ; on y voit, dans le neuraxe, les débuts de la différenciation des deux vésicules antérieures ; leurs parois, encore minces, consistent simplement en un épithélium cylindrique aux éléments assez distincts. Le fait important, quant au sujet traité dans le présent mémoire, porte sur les relations ménagées entre la notocorde et le cordon subnotocordal. Si l'on suppose la queue déployée et étendue selon la normale comme chez

la larve libre, celui-ci forme une plaque cellulaire ventrale, intercalée à la notocorde et à l'ectoderme, composée d'une couche d'éléments cubiques ou ovalaires. En arrière, cette plaque s'étend, toujours accolée à la notocorde, jusqu'à l'extrémité postérieure de la queue. En avant, elle s'unit, au niveau de la naissance de la queue et de la région postérieure du tronc, à un groupe mésenchymateux placé sous l'arrière de la vésicule branchio-intestinale et sous l'extrémité antérieure de la notocorde, auquel se raccordent également les deux rudiments des plaques musculaires. Ces derniers ne sont point, en raison de leur situation latérale et excentrique par rapport à la notocorde, dessinés dans la figure ; leurs éléments ne sont encore que des myoblastes courts, où ne se montre nulle différenciation contractile, peu différents en somme des éléments du mésenchyme et de ceux du cordon subnotocordal.

Cette ressemblance s'accentue davantage lors d'un état moins avancé, tel celui de la larve de 18 à 20 heures, dessinée dans la figure 18. Sans insister ici sur la brièveté plus grande de la queue, ni sur la disposition du neuraxe, dont l'extrémité postérieure est en voie d'allongement, et dont l'extrémité antérieure s'élargit en une seule vésicule non dédoublée encore, l'aspect de la notocorde, celui du cordon subnotocordal, méritent d'être examinés de près. Les cellules notocordales ont alors un cytoplasme plein, et presque privé de vacuoles ; leurs membranes sont nettes. La notocorde ainsi ébauchée possède donc un aspect caractéristique et connu : ses éléments, disposés à la file sur un seul rang, arrondis et plats, discoïdaux, se suivent et se superposent comme des pièces de monnaie. Son extrémité postérieure s'étend jusqu'à celle de la queue ; l'antérieure, au lieu de dévier en haut, comme elle le fait par la suite, pour passer au-dessus du bout postérieur de la vésicule branchio-intestinale, s'arrête droit sur ce bout, et bute contre lui. Cette vésicule, à son tour, ne montre aucune différenciation particulière ; aplatie, formée d'une paroi épaisse aux grandes cellules distinctes, et d'une

cavité assez étroite dans le sens vertical, elle s'étend dans le tronc entier, au-dessous de l'unique vésicule cérébrale.

La plaque cellulaire du cordon subnotocordal est déjà conformée comme on la trouve ensuite, dans les phases plus évoluées. Seulement, la queue étant plus courte et la notocorde plus étroite, elle paraît, par contraste, plus volumineuse et mieux définie. Ses éléments, cubiques, composent une rangée complète, ou peu s'en faut. Les postérieurs, qui terminent la plaque en arrière, diffèrent à peine de ceux qui terminent aussi la notocorde, et se raccordent directement à eux. Il semble, en définitive, que l'ébauche notocordale se double d'une seconde ébauche moins épaisse, mais de même nature essentielle, qui s'accole étroitement à elle, et dont la destinée consiste à demeurer telle quelle pour se dissocier dès le début de la larve libre; alors que la notocorde va croître encore, se différencier, et jouer un rôle fonctionnel, pour ne se désorganiser que vers l'achèvement de la période de liberté larvaire.

Les connexions antérieures du cordon subnotocordal attirent aussi l'attention. Dans cette région où la queue se rattache au tronc, un espace plus ample que les autres s'y trouve ménagé entre l'extrémité postérieure de la vésicule branchio-intestinale, l'extrémité antérieure de la notocorde, et l'ectoderme superficiel. Cet espace est occupé par un groupe de cellules, ovalaires ou sphériques, et de dimensions inégales en raison de leur état d'active segmentation. Ce groupe sert d'origine aux éléments mésenchymateux des phases ultérieures. Assez étroit sur l'axe médian, il s'élargit sur ses côtés, en remontant à droite et à gauche autour du bout antérieur de la notocorde ; on peut donc le décrire comme composé de deux masses latérales et latéro-ventrales, qui s'unissent l'une à l'autre par en dessous. Or, le cordon subnotocordal se rattache directement à cette zone ventrale d'union, de manière à paraître une expansion de cette dernière. De leur côté, les deux ébauches des plaques musculaires se relient, chacune pour sa part, aux deux masses latérales et principales de ce rudiment mésen-

chymateux, dont une partie constituerait les deux groupes cellulaires visés, une autre les deux plaques musculaires, et une troisième ce cordon subnotocordal qui s'associe si bien à la notocorde au point de sembler la faire entrer dans le système. Les cavités où se disposent les éléments de ce mésenchyme, ainsi ménagées entre l'ectoderme neuraxe, la paroi endodermique de la vésicule branchio-intestinale, et la notocorde, peuvent donc se considérer comme étant primitivement de valeur blastocœlienne, et secondairement de nature schizocœlienne, grâce aux cellules mésenchymateuses qui les remanient, en leur fournissant parois et contenu. Quant au mésoderme lui-même, il ne conserve ultérieurement que les deux masses en prolifération active, destinées à produire les dérivés du feuillet moyen chez l'adulte : les plaques musculaires et le cordon subnotocordal doivent se détruire au cours de la métamorphose post-larvaire, comme la notocorde qu'ils accompagnent, et la queue qui les contient tous.

L'étude des phases immédiatement préliminaires à l'éclosion conduit donc à cette notion de commune origine, et en tout cas de connexions étroites, pour les organes contenus dans la queue de la larve, sauf le neuraxe. L'examen d'états encore plus jeunes explique de telles liaisons.

V. — Les phases qui se succèdent, dans la moyenne, de la 10e-12e heure à la 16e-18e après la fécondation, montrent, en effet, des relations plus nettes encore. On y voit la préparation même de la notocorde, et sa forme première. La figure 19 est celle d'un embryon assez avancé, parmi ces phases du début, et parvenu au degré indiqué par la figure 4, dans les dessins généraux de la planche XII. Le corps commence à se dédoubler en tronc et queue ; celle-ci consiste en un lobe volumineux et court, qui s'étend déjà en se recourbant sur lui-même et s'infléchissant vers le bas. Une section longitudinale, médiane et verticale, laisse voir les ébauches de la notocorde, du cordon subnotocordal, de la vésicule branchio-intestinale, et précise

leurs connexions mutuelles. Au-dessus d'elles se place l'ébauche neuraxile, peu différente de ce qu'elle devient par la suite, plus courte toutefois, et pourvue d'une paroi quelque peu plus mince.

Le fait saillant consiste dans la jonction étroite de l'ébauche notocordale, et du cordon qui l'accompagne, avec celle de la vésicule branchio-intestinale, chacune ayant toutefois ses caractères distinctifs. Le rudiment de la notocorde est court, en raison de la brièveté de la queue naissante. Ses cellules, surtout développées en hauteur, ne se suivent pas en file linéaire avec la régularité qu'elles auront plus tard. Cette disposition n'existe guère que vers l'extrémité postéro-inférieure de l'organe, où l'extension fait les plus rapides progrès ; ailleurs, les éléments s'entrecroisent de diverses façons, et possèdent plutôt une forme prismatique, ou tronconique, que discoïdale. Leur cytoplasme n'est pas encore vacuolaire; mais ses granulations. au lieu de se répandre dans sa masse entière, se rassemblent par bandes groupées en réseau. Ceci donne à l'ébauche notocordale une allure propre, qui permet de la reconnaître et de la limiter sans trop de difficultés.

Le cordon subnotocordal est plus court encore, car il se place sur la face concave de l'ébauche caudale recourbée. Il se borne à quelques cellules volumineuses, les unes cubiques, les autres cylindriques, en état de segmentation active, surtout dans la zone antérieure, au niveau où la queue et le tronc se trouvent mitoyens. Quant à la vésicule branchio-intestinale, elle est presque sphérique ; sa cavité, assez étroite, s'entoure de grosses cellules coniques ou tronconiques.

Tels sont les trois rudiments considérés isolément en eux-mêmes. Mais, dans la réalité, ils ne se séparent point, et s'unissent entre eux. L'ébauche notocordale se relie à celle du cordon inférieur, et toutes deux se joignent à celle de la vésicule branchio-intestinale, au point de constituer un seul système à peine discontinu. Les cellules postérieures et terminales de la notocorde, plus petites et plus courtes que les autres, mieux

pourvues de granulations également réparties, raccordent leur série à celle des éléments du cordon subnotocordal. L'extrémité libre de la queue naissante offre, en dedans de l'ectoderme, une seule assise cellulaire, qui se prolonge, sur la face concave avec le cordon, et avec la notocorde sur la face convexe. En outre, ces deux derniers rudiments s'unissent par leur bout antérieur, l'un en haut et l'autre en bas, avec la paroi de l'ébauche branchio-intestinale. Celle-ci n'est point complète en arrière, comme elle le devient lors des phases ultérieures ; ses éléments, au lieu de se juxtaposer selon la normale pour façonner une paroi entière, se disjoignent quelque peu, et s'écartent les uns des autres pour se raccorder, selon leur place, soit à la série de la notocorde, soit à celle du cordon subnotocordal. Il résulte de ceci que la cavité de l'ébauche branchio-intestinale n'est point fermée ; elle s'ouvre en arrière, entre le plan de la notocorde et celui du cordon sous-jacent. Cette ouverture se réduit à quelques interstices irréguliers. Elle n'en existe pas moins, et se précise d'autant mieux que ces interstices se relient à d'autres interstices identiques, ménagés entre les deux plans précédents, entre l'ébauche notocordale et celle du cordon inférieur. Pour tout résumer, les connexions sont telles, qu'il semble, à les considérer, que l'ensemble de la notocorde et de ce cordon soit un vaste diverticule aux parois épaisses et inégales, à la cavité presque oblitérée, commun rudiment émis par la vésicule branchio-intestinale.

L'examen d'une section longitudinale et horizontale, passant par le plan où ces connexions se présentent le mieux, fournit à ce sujet plusieurs indications complémentaires (fig. 20). On y voit, à divers degrés suivant les embryons — car il s'agit ici d'étroits interstices, et les variations individuelles sont fréquentes,—la cavité de l'ébauche branchio-intestinale se raccorder vraiment à une autre cavité, creusée suivant son axe dans l'ébauche notocordale. Cette dernière n'est pas encore une baguette compacte, comme elle le sera plus tard, lorsque sa substance se composera de cellules rangées sur une seule file.

Elle n'est ainsi, comme le montre la coupe décrite ci-dessus, que dans son extrémité postérieure. Ailleurs, c'est-à-dire sur la majeure part de son étendue, elle a une double paroi, et les deux files cellulaires qui la constituent, au lieu de se juxtaposer et de s'accoler, laissent entre elles un intervalle, qui s'élargit en avant et se raccorde à la cavité de l'ébauche branchio-intestinale, tout comme les cellules notocordales se raccordent, au même niveau, à celles de cette dernière.

Le rudiment de la notocorde est donc un organe creux. Pour se modifier, et se rendre par la suite un cordon plein, il commence par perdre sa cavité en rapprochant ses parois l'une de l'autre; puis il entrecroise les cellules ainsi mises en contact, les engrène mutuellement, et les intercale. Du reste, l'extrémité postérieure de ce rudiment ne contient aucune cavité, et comprend seulement une file cellulaire, ou deux files déjà serrées. En outre, à la phase présente, la cavité notocordale est d'ampleur variable. Elle manque presque à certains embryons ; chez d'autres, elle est large et courte ; ailleurs, étroite et plus étendue. Il faut multiplier les observations pour se convaincre, et de sa présence presque constante, et de sa valeur.

Cette cavité a, en effet, une signification importante. Sa liaison avec celle de l'ébauche branchio-intestinale permet de la considérer comme équivalent à un diverticule de cette dernière, diverticule d'existence précoce et de disparition rapide. Mais sa paroi est d'une composition toute différente. Si la vésicule branchio-intestinale, relativement spacieuse, sphérique, s'entoure également d'une paroi uniforme, il n'en est pas de même pour celle-ci, qui se compose à la fois des cellules de la notocorde et de celles du cordon subnotocordal. En examinant plusieurs plans successifs, à divers niveaux, on s'aperçoit que la cavité notocordale a l'aspect d'une fente étroite, creusée suivant le plan médian et vertical de l'extrémité postérieure du corps embryonnaire. En haut et sur ses côtés, elle se limite au moyen des éléments notocordaux, surtout développés en hauteur, et plus longs que larges ; en bas,

elle parvient entre les cellules du cordon subnotocordal. Ce diverticule a donc une paroi complexe, et non uniforme : notocorde pour la majeure part, cordon pour l'autre. Les liaisons entre ces derniers rudiments se précisent ainsi ; tous deux composent à la fois la paroi d'une seule et même cavité dépendant de la vésicule branchio-intestinale.

Les coupes horizontales montrent, par surcroît, les ébauches des plaques musculaires. Celles-ci consistent, contre chacune des faces de la notocorde, en cellules disposées sur une seule rangée en largeur, sur trois en hauteur. Chaque plaque fait un groupe d'éléments cubiques, où nulle différenciation contractile ne se montre encore, intercalé à l'ectoderme et à la notocorde ; l'espace à elle ménagé ne laisse la place que d'un élément dans le sens de la largeur, mais de plusieurs dans celui de la hauteur. En haut, elle se loge dans le cul-de-sac ménagé entre l'ectoderme, le neuraxe, et la notocorde ; en bas, elle se raccorde, comme cette dernière et à ses côtés, aux éléments du cordon subnotocordal. En arrière elle conserve son indépendance, et s'accroît comme la queue dans laquelle elle se trouve logée ; en avant, elle se rattache, comme la notocorde et son cordon, aux cellules postérieures de la paroi branchio-intestinale. Elle y contribue à façonner l'amas cellulaire en prolifération active, qui deviendra plus tard la part principale de mésoderme mésenchymateux.

Il en résulte, comme le montrent les coupes transversales, que les deux pièces du corps embryonnaire, le tronc et la queue, en voie de délimitation au cours de la présente phase, sont également creuses. Toutes deux contiennent une cavité, et ces deux cavités s'unissent l'une à l'autre. Il s'agit de savoir maintenant si ces connexions sont primitives, ou secondaires ; et, dans la première alternative, laquelle des deux engendre la suivante. Il s'agit encore de rechercher comment leurs parois s'établissent avec de telles différences : l'une bornée à une simple assise de gros éléments ; l'autre, plus compliquée, faite de deux couches emboîtées, plaques musculaires en dehors et immédiatement

contre l'ectoderme, notocorde et cordon subnotocordal en dedans et en bas. Il faut donc remonter, pour toucher au but de cette recherche, jusqu'à des phases moins avancées encore.

VI. — Ces phases se rencontrent souvent aux mêmes heures. Le développement, à cette époque première de l'ontogénèse, est assez inégal. Il n'est pas rare, conparant entre eux des embryons d'une même ponte, de la 10e heure après la fécondation jusqu'à la 16e heure et parfois la 18e, d'en trouver qui ébauchent leur notocorde à côté d'autres qui terminent cette évolution ; les autres organes marchant de pair. Soit que l'acte fécondateur se montre plus tardif pour les uns que pour les autres ; soit qu'il y ait inégalité véritable, tenant à la nature même du vitellus, ou à celle des conditions extérieures, ou aux deux réunies. On en est donc réduit à chercher dans une même ponte, et à classer les phases suivant les degrés de leur état : chose prêtant peu à la critique, car ces phases s'ordonnent assez bien pour qu'on puisse les mettre en série sans trop de difficultés.

Les figures 23 et 24 représentent une structure moins avancée que celle dont la description précède. Les connexions générales sont identiques, et il est inutile d'insister encore à leur sujet ; mais certaines d'entre elles révèlent de plus jeunes dispositions. L'ébauche neuraxile ne possède guère comme cavité que celle de sa moitié antérieure, destinée à donner les deux vésicules futures ; partout ailleurs, elle consiste en une plaque cellulaire, subdivisée d'une part en deux couches superposées, raccordée d'autre part, et en arrière, à l'assise ectodermique. Sa cavité antérieure se ferme, en avant et en haut, au moyen d'une étroite lamelle de l'ectoderme avoisinant. Cet état est celui de l'occlusion finale de l'ébauche. Le rudiment notocordal ne s'étend pas jusqu'à l'ectoderme postérieur, et se trouve séparé de lui par une assise de cellules ne montrant aucune différenciation particulière. Ces éléments sont encore dans un état indifférent ; ils ressemblent à ceux qui, sur les côtés et par en dessous, contribuent à façonner l'ébauche des plaques musculaires et

celle du cordon subnotocordal. Quoiqu'il en soit, dans la phase présente, le rudiment notocordal, plus court qu'il ne l'est par la suite, se présente mieux comme un diverticule de ce qui sera plus tard la vésicule branchio-intestinale. De son côté, cette dernière garde encore ses caractères primordiaux de cavité intestinale primitive, à elle donnés par la gastrulation, et seulement modifiés par sa fermeture, conséquence de la disparition du canal neurentérique. Elle est relativement vaste, et se limite par une assise de grosses cellules, représentant l'endoderme strict, alors que son diverticule s'entoure d'éléments plus nombreux, plus petits, plus complexes, dérivés à titre égal de l'endoderme primitif, et destinés à subir des modifications différentes.

Les deux figures 25 et 26 représentent, en section longitudinale et horizontale, deux phases qui me semblent s'équivaloir par l'âge, et qui sont un peu plus jeunes que la précédente. Le corps est d'un ovale régulier, continu ; il ne montre, pas même à l'état d'indication, aucune trace de sa subdivision prochaine en tronc et queue. L'ébauche de la notocorde commence pourtant à se différencier ; ses éléments constitutifs ne se distinguent guère de leurs voisins que par leur teinte un peu plus claire, résultat de l'espacement des granulations cytoplasmiques ; sauf ce fait, les dimensions et la forme générale s'accordent presque en entier. Cette ébauche est creuse déjà ; sa cavité s'ouvre dans celle de l'intestin primitif. De telles connexions ont, par suite, un caractère primordial. Elles se rencontrent d'emblée, dès les premières étapes de la différenciation. Elles ont donc une valeur prépondérante.

Outre la notocorde, une autre région, dans ces deux figures similaires d'une même phase, mérite d'être examinée avec soin. Il s'agit du groupe cellulaire qui, situé au niveau de l'extrémité antérieure de l'ébauche notocordale, entre celle-ci et l'ectoderme, se relie en arrière aux rudiments des plaques musculaires, à ceux du cordon subnotocordal, et en avant à l'endoderme de l'intestin primitif. Ce groupe est destiné à demeurer au même

lieu, où on le retrouve plus tard comme matrice du mésenchyme. Son importance est grande, par conséquent. Or, chez certains embryons, comme celui de la figure 26, il se compose d'éléments serrés les uns contre les autres, et ne laissant entre eux aucun interstice. Chez d'autres, par contre, tel celui de la figure 25, ses éléments ont une forme identique, mais ils se disposent autour d'une cavité étroite, tantôt close, tantôt ouverte dans l'intestin primitif à la manière de celle du diverticule notocordal. Il ne s'agit pas ici de dispositions fortuites, ni privées de toute valeur propre : car ceux qui ne les portent point au moment considéré peuvent les avoir eues auparavant, ou les posséder par la suite, et ceux qui les possèdent leur donnent une telle allure précise que l'on est obligé d'en tenir compte. De telles connexions ont une courte durée ; elles n'existent que pendant une brève période de l'ontogénèse. Elles n'en existent pas moins, et elles expriment une structure fondamentale digne de considération. Les ébauches du futur mésoderme mésenchymateux ne sont pas à leur début comme elles le deviennent par la suite. Au lieu d'être compactes, et finalement se dissocier, elles assemblent leurs éléments autour de deux diverticules latéraux et symétriques par rapport à celui de la notocorde, émanés comme ce dernier de l'intestin primitif. Ces diverticules, quoique exigus, procurent par leur présence un sens des plus nets à toute cette formation.

Dans une phase moins avancée encore, comme celle de la figure 27, ces diverses ébauches se délimitent ensemble, et attestent ainsi de leur origine commune. L'embryon entier se compose de blastomères groupés en deux feuillets primordiaux. Il porte, à sa surface, l'ectoderme primitif ou protectoderme, et dans son intérieur, l'endoderme primitif, protendoderme ou mésendoderme. Celui-ci compose la paroi de l'intestin primitif, qui, dès cet état, se subdivise en deux parts, l'une destinée à devenir l'ébauche de la vésicule branchio-intestinale, l'autre celle du diverticule notocordal. Cette dernière montre qu'elle correspond, de toute évidence, à une

expansion de la première, délimitée par les cellules du rudiment notocordal, et rendue plus étroite grâce à leur poussée plus rapide. Cette expansion, médiane et impaire, prend naissance avant les deux poches mésodermiques latérales. Le rudiment notocordal, qui l'entoure et commence tout juste à s'indiquer, montre avec précision sa forme connue, et souvent signalée, de fer à cheval, ou de demi-anneau. Plusieurs auteurs l'ont décrit comme fait de deux moitiés symétriques, jointes et unies sur la ligne médiane ; ils l'ont pris comme ayant une nature primitivement double, et secondairement unique. Les descriptions précédentes, et celle de la présente phase, dénotent qu'il s'agit plutôt d'un organe creux, impair et médian d'emblée, subdivisé, à la suite de sa situation médiane, en deux moitiés latérales, égales et symétriques. L'unité est primitive, non pas la dualité.

Les cellules du rudiment notocordal, celles du futur mésoderme mésenchymateux, celles des prochaines ébauches des plaques musculaires et du cordon inférieur, sont, à cette époque première du développement, presque identiques, et peu différentes de celles de l'endoderme définitif. Toutes se joignent pour constituer un seul et même feuillet, qui se différencie à cette phase. Il se dédouble en deux parties : l'une antérieure, destinée à demeurer dans le tronc de la larve ; l'autre postérieure, destinée par contre à constituer les organes de la queue. La première se dispose pour donner l'ébauche de la vésicule branchio-intestinale ; elle consiste en une assise de cellules, qui augmentent en nombre tout en conservant leur allure d'épithélium simple, constituent l'endoderme définitif, et produiront plus tard la paroi de l'appareil branchio-digestif. La seconde engendre le diverticule notocordal. Ses éléments se multiplient avec activité, et se rangent concentriquement sur plusieurs assises, deux au moins. La plus interne de ces couches fournit au diverticule sa paroi immédiate ; elle devient ébauche de la notocorde dans sa zone dorso-latérale, et du cordon subnotocordal dans sa région ventrale. La plus extérieure s'épaissit

en avant, se creuse temporairement de deux diverticules latéraux, et s'y conserve en cette position pour composer les ébauches du mésoderme mésenchymateux ; elle s'étend en arrière sur les deux faces latérales de la notocorde, et donne les ébauches des deux plaques musculaires. Le mésoderme mésenchymateux de l'adulte et les plaques musculaires caudales de la larve appartiennent à un seul et même système, subdivisé en deux parts latérales et symétriques. La notocorde et le cordon subnotocordal composent également un autre système, médian et impair, intercalé aux deux parts précédentes. Ces trois pièces, destinées à produire côte à côte les appareils propres à la queue de la larve et le mésoderme définitif, sont, à pareil titre, des dérivés de l'endoderme primitif.

Il devient inutile de pousser plus avant l'étude des phases. En s'adressant à des états plus jeunes, on assisterait à l'occlusion du canal neurentérique et de la bouche primitive en arrière de l'ébauche notocordale, puis à la gastrulation. Ces phases ont, du reste, une courte durée. La segmentation est plus longue; il n'est pas rare, de la 10e à la 14e ou la 15e heure après la fécondation, de rencontrer des ovules qui ne l'ont pas achevée encore.

VII. — La description de cette ontogénèse, surtout traitée à l'égard de la notocorde, est ainsi menée en sens inverse de la suite naturelle des phénomènes. J'ai employé cette méthode pour avoir à tout instant des repères précis. Le résultat en est que la notocorde ne doit point se prendre comme un organe autonome, ni indépendant dès son début. Elle se lie, depuis son commencement, au cordon subnotocordal qui l'accompagne ; et tous deux composent ensemble la paroi d'une cavité qui communique avec celle de l'intestin primitif, et qui en provient. Cet intestin primitif, à vrai dire, émet, dans sa moitié postérieure, trois expansions contiguës ; ou plutôt, trois espaces se présentent, en cette région embryonnaire, qui affectent avec l'intestin primitif des relations telles, que l'on ne peut s'empê-

cher de les prendre pour des diverticules émanés de lui. L'un d'eux, le premier en date, médian et impair, n'est autre que la cavité du rudiment notocordal. Les deux suivants, latéraux et symétriques, ne peuvent, d'après leurs connexions, être autrement considérés, sinon comme ayant une valeur entéro-cœlienne. De là découle, pour celui aux côtés duquel ils se placent, une valeur identique : le diverticule notocordal se doit prendre, à son tour, pour un enterocœle médian et impair. La notocorde des larves urodèles n'est point engendrée par la face dorsale de l'intestin primitif, mais par la région latéro-dorsale d'un enterocœle émané de cet intestin.

Il est désormais nécessaire d'examiner d'autre sorte cette proposition. On accepte volontiers cette idée, que l'ontogénèse des larves urodèles soit franchement patrogonique. E. Perrier (1898) s'est élevé, à juste titre, contre cette opinion. J'accepte volontiers son avis. Les formes affectées par les embryons d'*Ascidia mentula*, et destinées à la préparation de la larve urodèle, n'expriment point en leur entier, à mon sens, les phénomènes réels. La tachygénèse s'y fait sensiblement sentir. Il y a, en elles, une altération profonde du type qui devrait être, et qu'il s'agit de reconstituer dans la mesure du possible.

Ceci demande une démonstration, que je prends dans l'état même des éléments sexuels femelles : *Ascidia mentula*, semblable sous ce rapport à la plupart des Ascidies simples, produit et pond une quantité excessive d'ovules, hors de rapport, en apparence, avec les nécessités de la reproduction.

J'ai fait à cet égard quelques évaluations numériques. Un ovule, entouré de ses enveloppes, mesure en moyenne, comme volume, quatre millièmes de millimètre cube ; il faudrait donc deux cent cinquante de ces éléments pour occuper un espace tenant un millimètre cube. Mais, en raison de leur forme sphérique, les interstices doivent se déduire ; ils comptent pour un tiers. On aboutit, par là, à cette conclusion, que l'oviducte renferme, par millimètre cube, environ cent cinquante à

cent soixante ovules ; à la condition que ces derniers se touchent exactement par leurs points superficiels de contact. Or, tel est bien le cas au moment de la ponte ; le conduit sexuel est distendu, gonflé par les produits qu'il contient, et qui se tassent le plus qu'ils peuvent.

Un individu de dimensions restreintes, dont l'oviducte était bourré d'ovules, donnait à ce canal, de forme cylindrique à cause de sa distension, 40 mm. de longueur sur 2 mm. de diamètre : soit une capacité approximative de 125 mm. cubes. Un autre individu dans le même état de réplétion reproductrice, mais de dimensions plus grandes, possédait un oviducte mesurant 50 mm. de longueur sur 6 mm. de diamètre : soit une capacité de 1.400 mm. cubes. En appliquant ici les nombres précédents, on arrive à ce résultat que le premier portait, et allait pondre, 125 × 150 ovules, soit 18.750 de ces éléments, 19.000 en chiffres ronds. Le second par contre, plus volumineux, avait en son lieu 1400 × 150, ou 210.000 ovules, c'est-à-dire au delà du décuple par rapport au précédent.

Cette quantité considérable, sa faculté de variation, s'opposent à ce que l'on observe chez la plupart des Ascidies composées, dont les œufs sont moins nombreux, plus volumineux, et, d'ordinaire, plus riches en deutolécithe. Pourtant, l'organisme de ces dernières est relativement moins complexe que celui des Ascidies solitaires ; dans une sériation selon le degré de supériorité anatomique, on placerait celles-ci en haut, et celles-là en bas. Sans insister outre mesure sur une telle particularité, il est bon d'observer que les choses, considérées en leur ensemble, s'accordent avec ce que l'on remarque chez les Poissons et les Vertébrés terrestres. Les Téléostéens ont presque tous des œufs nombreux et petits, alors que les Sélaciens montrent l'inverse ; de même les Mammifères placentaires par rapport aux Monotrèmes et aux Sauropsidés. On sait l'opinion admise en pareil cas, et que tout justifie : les petits œufs ne sont pas ainsi de façon primitive, mais bien secondaire. Leur disposition propre se rapporte à celle des gros œufs deutolé-

cithiques par la diminution du vitellus nutritif, et la réduction concomitante des dimensions ovulaires. Sauf cela, l'une et l'autre ontogénèse sont également tachygénétiques, avec cette modification, chez les petits œufs au deutolécithe restreint, que les embryons qui en proviennent sont tenus de s'alimenter d'autre manière que par l'absorption de matériaux vitellins. Les Mammifères ont un placenta ; les Téléostéens éclosent de façon précoce, et possèdent de véritables larves très petites, dont les appareils sont à peine ébauchés. Ce dernier cas paraît être aussi celui des Ascidies simples. Il est intéressant de remarquer, en outre, que certains Tuniciers, les Salpes, privés de larves urodèles, possèdent, pour leur nutrition embryonnaire, un appareil assimilable à un placenta.

On doit donc conclure, de cette comparaison, que les larves urodèles des Ascidies solitaires n'ont point une franche valeur patrogonique. Elles sont secondaires, et non pas entièrement primitives. Loin de représenter avec simplicité les phénomènes essentiels du développement, elles ne les expriment que transformés par voie de tachygenèse. La rapidité de leur évolution ontogénétique accentue encore cette disposition. Il s'agit, en leur sens, non d'une conservation intégrale de tous les caractères primordiaux, mais d'une résurgence de certains d'entre eux, les autres ne se montrant pas, ou revêtant d'emblée leur allure définitive. Il suffit de considérer, par exemple, l'état de la vésicule branchio-intestinale et de ses orifices, comparé à celui que les Appendiculaires montrent, pour se rendre compte que la larve installe d'avance, antérieurement à son éclosion, une structure dont la quotité fonctionnelle n'est réalisable qu'après la métamorphose. La préparation de la larve urodèle exige donc, si l'on veut la comprendre, d'être considérée, non pas tant dans sa forme brute, comme dans celle qu'elle devrait affecter.

Il est possible d'arriver à une connaissance approximative de cette dernière, en tenant compte de toutes les circonstances en cause. Le changement tachygénétique le plus habituel,

dans la plupart des cas invoqués ici, se ramène à la substitution de rudiments massifs aux ébauches creuses. Certaines cavités organiques n'apparaissent point en même temps que leurs parois. Celles-ci serrent leurs éléments en un bloc compact, qui ne se creusera que plus tard d'un espace dont l'apparition eût dû se rendre plus précoce. Ailleurs les cavités, au lieu de posséder leur calibre normal, sont rapetissées en raison de l'épaisseur trop considérable de leurs parois limitantes ; parfois, elles naissent dans leur état final, négligeant leurs connexions fondamentales, que la comparaison seule permet de retrouver. Ces altérations sont courantes en morphogénie. Il semble bien que les larves urodèles des Ascidies simples en présentent de telles. Elles les présentent d'autant mieux, que leurs ovules sont plus petits et les durées de leur développement plus brèves. Les blastomères issus de la segmentation sont encore volumineux lorsque le moment vient pour eux de façonner certaines ébauches; nulle place, dans l'embryon resserré entre ses enveloppes, ne se peut réserver aux cavités de ces dernières. Celles-ci se creusent plus tard, lorsque les éléments de leurs parois sont devenus plus petits. La biomécanique de l'ontogénèse, et ses conditions présentes, interviennent constamment pour troubler un état de choses, qui ne peut s'édifier que par à peu près, selon les seules circonstances immédiates et capables de réalisation.

Il faut donc reprendre à nouveau le développement tel qu'il s'offre, et le voir désormais, non plus comme il est, mais comme il serait si sa méthode fondamentale se conservait. Il faut diminuer l'épaisseur des parois, augmenter le calibre des cavités. L'organisme embryonnaire perd, il est vrai, de sa précision formelle et positive ; il gagne d'autre part, sur le sentiment que l'on a de lui, car il acquiert une structure plus conforme aux exigences fonctionnelles selon l'organisation normale.

L'ontogénèse d'*Ascidia mentula*, ainsi remaniée, se peut rapporter, en série, à trois phases successives, consécutives à la gastrulation : l'une, antérieure par rapport aux autres, consa-

crée à la préparation de l'ébauche notocordale ; la deuxième, où se préparent à leur tour les ébauches du mésoderme définitif et celles des plaques musculaires ; la troisième, où ces rudiments se groupent, et s'étendent, de manière à établir l'organisme de la larve urodèle. Chacune de ces trois phases, se caractérisant par une allure spéciale de l'ébauche notocordale, sera désignée par un terme correspondant : la première par celui d'*Eocordella*, la deuxième par celui de *Cœlocordella*. la troisième et dernière par l'expression d'*Urocordella*. Ces étapes ontogénétiques se relient les unes aux autres, selon leur ordre de succession, grâce aux modifications sériées qui s'y accomplissent, et que l'on connaît déjà. Chacune, dans les descriptions suivantes, sera considérée en soi, isolément, et dans sa condition la plus typique.

VIII. — Phase première : Eocordella.

Cette phase, représentée par les schèmes de la figure 1 dans le texte, correspond à celle qui est dessinée dans la figure 26 des planches finales, et à celle qui la précède en succédant à la gastrulation. Le dessin, désigné par la lettre A, exprime une section médio-longitudinale et verticale ; l'ectoderme primitif et ses dérivés sont donnés en noir, l'endoderme primitif et ses dérivés en gris. L'enteron primordial s'ouvre au dehors par la double entremise du canal neurentérique et du canal neuraxile. Le plancher de ce dernier est constitué par l'ectoderme dorsal de l'embryon, dont la part considérée se creuse en une gouttière élargie qui, commençant non loin de l'extrémité antérieure de l'embryon, s'étend sur la ligne médio-dorsale, et, plus en arrière, s'abouche avec le canal neurentérique. Ses côtés et son toit sont formés d'une double paroi de provenance ectodermique, dont l'assise extérieure représente l'ectoderme strict, et l'intérieure la limitante propre du canal.

Malgré son allure schématique, cette section, et les deux coupes transversales qui l'accompagnent, expriment d'assez

près l'état réel de l'ébauche neuraxile, du moins à cette époque précoce du développement. Les altérations principales portent sur les parois qui seraient plus épaisses, et sur la fente blastocœlienne ménagée entre les deux lames de la paroi latéro-dorsale, qui serait absente. Dans la réalité, et pendant la gas-

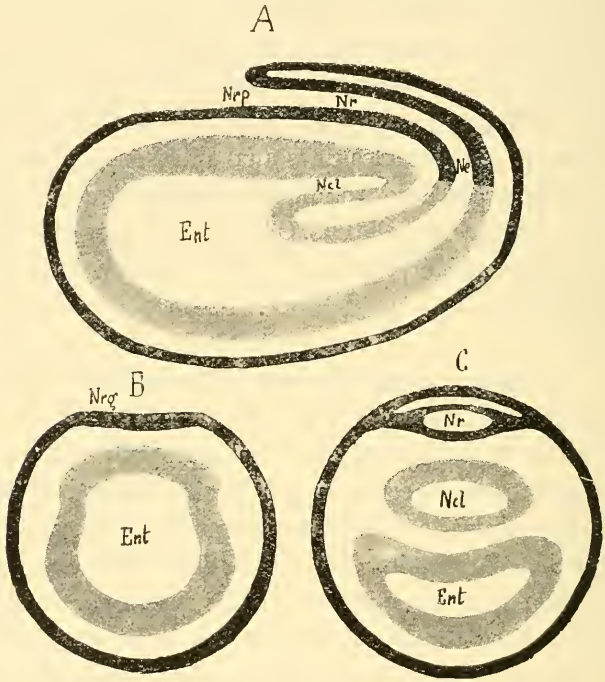


Fig. 1. Schèmes de la phase *Eocordella* ; en *A*, section verticale et médio-longitudinale ; en *B*, section transversale par l'enteron ; en *C*, section transversale par l'enteron et le cordocœle. — L'ectoderme primordial et ses dérivés sont représentés en noir, l'endoderme primordial et ses dérivés en gris. — *Nrp*, neuropore ; *Nr*, neuraxe ; *Ne*, canal neurentérique ; *Nrg*, gouttière dorsale ou médullaire ; *Ncl*, cordocœle ; *Ent*, Enteron.

trulation, à mesure que l'embryon perd sa forme arrondie pour devenir ovalaire, une dépression en large gouttière longitudinale peu profonde se creuse en avant de la bouche primitive. Puis, la lèvre postérieure de cette dernière s'accroît en soudant progressivement ses deux extrémités aux bords correspondants de la gouttière ; elle surplombe la cavité dont celle-ci est creusée, et la convertit en canal, car elle lui procure la paroi latéro-

dorsale qui lui manquait. Cette paroi complémentaire est double, et composée de deux assises emboîtées, puisque telle est la structure première de la lèvre postérieure, et puisque cette structure se maintient. La paroi propre du neuraxe possède ainsi une double origine : son plancher lui étant donné directement par la face dorsale de l'embryon, ses côtés et son sommet lui étant fournis par l'assise interne de la lèvre postérieure en voie d'accroissement vers l'avant. Quant au canal neuraxile, il prolonge en arrière la gouttière dorsale à laquelle il se substitue peu à peu, et qu'il finit par remplacer complètement.

Les auteurs qui ont examiné, et décrit le développement des larves urodèles, sont sensiblement d'accord sur le phénomène en lui-même : l'ébauche neuraxile, de provenance ectodermique, consiste en un conduit dorsal, ouvert au dehors par un neuropore antérieur, uni en arrière au canal neurentérique. Ils diffèrent quant à l'interprétation, et leurs divergences résultent sûrement de la diversité des modalités du phénomène. Il s'agit ici d'un acte ontogénétique de faible durée, et, en outre, modifié par la tachygénèse. Le canal neurentérique s'obstrue hâtivement ; le neuropore se ferme plus ou moins tôt ; la double paroi latéro-dorsale est plus ou moins nette, la gouttière plus ou moins profonde. Aussi les uns, dans la formation de l'ébauche, accordent-ils la plus grande importance à la lèvre postérieure se déplaçant vers l'avant, les autres aux bords de la gouttière se rapprochant et se joignant pour convertir cette dernière en un canal. A mon sens, les deux mouvements coexistent ; et, si l'on tâche de s'abstraire des modifications tachygénétiques, on s'aperçoit qu'ils ne peuvent point ne pas s'associer. Il suffit, pour cela, de reconstituer dans l'espace.

Au moment de la gastrulation, les bords de la bouche primitive ne sont pas au même niveau ; la lèvre postérieure surplombe et domine par rapport à l'antérieure. Il en résulte donc que celle-ci s'infléchit en gouttière, courte d'abord, et progressivement plus longue, car elle s'étend vers l'avant de l'embryon sur la ligne médio-dorsale. Cette dépression, par sa situation et

ses connexions, est l'homologue exact de la gouttière médullaire des Vertébrés. Puis, la lèvre postérieure grandit, reportant sans cesse plus avant l'orifice buccal primitif. Les deux extrémités de cette lèvre étant jointes aux bords de la gouttière, cette union se maintient pendant le cheminement : pour employer une comparaison tirée de l'architecture, la lèvre, dans cette poussée, ressemble à un arceau que l'on prolongerait au-dessus d'un couloir en contre-bas. Le creux du couloir et celui de l'arceau, la paroi de l'un et celle de l'autre, contribuent ensemble à façonner le passage voûté que l'on construit ainsi. — Suivant les observations et leurs nécessités techniques, on trouve plus d'une part, ou plus de la seconde ; il n'en est pas moins vrai que toutes les deux vont de concert, et ce phénomène essentiel se doit envisager surtout.

L'enteron primitif ne se borne pas à une poche unique, mise en rapport avec le canal neurentérique. Il porte, dans sa région dorsale et postérieure, au-dessous même de l'ébauche neuraxile, un diverticule qu'il a engendré. Celui-ci, en raison de son origine et de ses connexions, équivaut à un enterocœle impair et médian. Les dessins B et C, qui représentent schématiquement des coupes transversales répondant à la section longitudinale de la figure A, précisent de telles dispositions. L'une passe en avant de l'ébauche neuraxile ; elle montre seulement l'ectoderme extérieur, et l'enteron primitif limité par l'endoderme. L'autre passe par l'ébauche neuraxile même : on y voit, de haut en bas, cette ébauche d'abord, puis le diverticule enterocœlien, enfin l'extrémité postérieure de l'enteron, dans sa zone qui se raccorde au canal neurentérique.

Phase deuxième : Cœlocordella.

Cette phase, plus avancée que la précédente, correspond à celle des figures 23 et 24 des planches finales ; elle est représentée par les schèmes de la figure 2 dans le texte.

Le dessin A se rapporte à une section médio-longitudinale et verticale. Deux ébauches s'y montrent seules : en haut celle

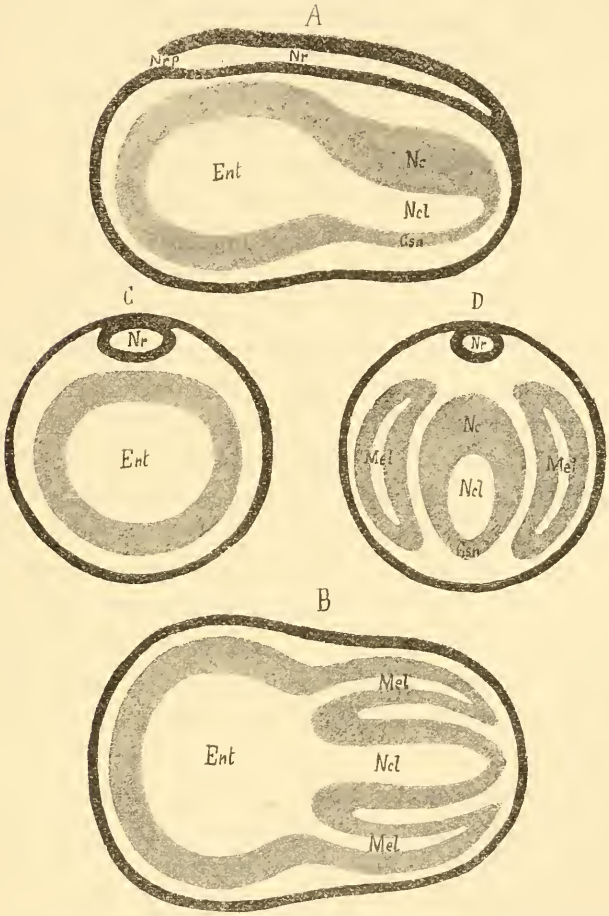


FIG. 2. Schèmes de la phase *Cœlocordella* ; en *A*, section verticale et médio-longitudinale; en *B*, section horizontale et longitudinale ; en *C*, section transversale par l'enteron en *D*, section transversale par le cordocœle et les enterocœles latéraux. — L'ectoderme primordial et ses dérivés sont représentés en noir, l'endoderme primordial et ses dérivés en gris. — *Nrp*, neuropore ; *Nr*, neuraxe ; *Ent*, enteron ; *Mel*, entérocœles latéraux ; *Ncl*, cordocœle ; *Nc*, notocorde ; *Csn*, cordon subnotocordal.

du neuraxe, en bas celle de l'enteron et de son diverticule. Le neuraxe est devenu plus long, et plus indépendant. Il s'étend

sur la ligne médio-dorsale presque entière de l'embryon. Sa paroi latéro-dorsale s'est précisée en restreignant l'étendue de sa zone à double assise. Il a mieux l'allure d'un tube presque autonome. Son extrémité postérieure se ferme en cul-de-sac ; le canal neurentérique n'existe plus, et les éléments qui le limitaient se sont joints à ceux des ébauches avoisinantes. Son extrémité antérieure se renfle en une vésicule encore petite, ouverte au dehors par le neuropore.

L'enteron primordial, de son côté, se divise nettement en deux parties, grâce à l'extension croissante du diverticule enterocœlien : l'une, postérieure, est ce diverticule même ; l'autre antérieure, répond à l'enteron définitif, et deviendra la vésicule branchio-intestinale. Celle-ci conserve les connexions premières. Aussi celle-là, car sa cavité communique avec celle de l'enteron, mais en les modifiant de façon sensible. Elle est plus volumineuse, du fait de la région latéro-dorsale de sa paroi. Cette dernière augmente d'épaisseur et se convertit en ébauche notocordale. La zone ventrale ne se modifie point et demeure pour constituer le cordon subnotocordal. L'enterocœle impair change ainsi de nature ; sa transformation principale lui vient de ceci, que la majeure part de sa paroi est destinée à engendrer la notocorde. On peut donc lui donner un nom exprimant une évolution aussi caractéristique, et le désigner par le terme de Cordocœle.

Le dessin B complète les indications données par A ; il figure une section longitudinale et horizontale. La différenciation de l'enteron primitif en deux zones distinctes s'accuse davantage. L'enteron définitif, ou future vésicule branchio-intestinale, logé dans la part antérieure de l'embryon et qui deviendra le tronc, garde en somme les dispositions premières; il constitue l'une des deux zones. L'autre, par contre, se place dans ce qui va se modifier en queue de la future larve, et subit des changements considérables. Ses parois s'étendent et se plissent, de manière à composer trois diverticules, trois enterocœles, dont les cavités sont des culs-de-sac de l'enteron. L'un d'eux

est le cordocœle médian, impair. Les deux autres, latéraux et symétriques, se rangent de part et d'autre du précédent. Si la paroi de ce dernier est surtout chargée de subvenir à la genèse de la notocorde, la leur a pour rôle principal de produire la musculature. Les deux systèmes enterocœliens ont ainsi des destinées différentes, malgré leur origine commune, et leur corrélation fonctionnelle.

Une telle subdivision de l'enteron primitif va de pair avec la différenciation du corps en tronc et queue. Ces deux pièces de l'organisme total n'ont plus entre elles, dès leur délimitation, que des rapports de contiguïté. Chacune subit, selon ses moyens, son évolution particulière. La queue, notamment, n'a en rien l'apparence d'équivaloir à une portion du tronc modifiée dans sa composition. Elle a vraiment sa structure propre, la possède d'emblée, et ne fait rien, sinon de son fond personnel.

Les deux figures C et D représentent des sections transversales, dans le but de mieux préciser. La coupe C passe, dans ce qui sera le tronc, par la vésicule antérieure du neuraxe, et par l'enteron définitif : elle ne montre que ces deux ébauches. La coupe D passe, dans ce qui sera la queue, un peu en arrière des bases des enterocœles. On y voit : en haut le canal neuraxile, au centre le cordocœle, dont la paroi latéro-dorsale est plus épaisse que la ventrale ; enfin, sur les côtés de ce dernier, les deux enterocœles latéraux.

Phase dernière : Urocordella.

Dans cette phase se préparent les dispositions de la larve urodèle ; elles n'ont qu'à s'accentuer, pour parachever le petit organisme prêt à éclore et à mener, pendant une durée variable de temps, souvent fort courte, une existence libre. Les dessins schématiques de la figure 3 représentant cette structure.

A montre une section médio-longitudinale et verticale. Le corps se différencie nettement en tronc et queue. Le neuraxe

est le seul organe contenu à la fois dans les deux régions, où toujours il occupe une situation médio-dorsale. Sa part caudale est étroite, cylindrique ; sa part troncale, plus large, se dédouble en deux vésicules successives. Le tronc contient, en outre, l'enteron définitif, qui consiste encore en une vésicule simple, mais qui ne tarde point à subir des modifications de deux sortes. L'une d'elles porte sur la production d'un diverticule postérieur, destiné à s'allonger et à devenir l'intestin ; l'autre sur celle de deux autres diverticules latéraux et symétriques. La première, à mon sens, n'a d'autre valeur, sinon d'une différenciation de cet enteron définitif en branchie et intestin. La majeure partie de l'ébauche, demeurant telle quelle, répond au rudiment branchial ; le cul-de-sac postérieur, par contre, prolifère activement selon une direction prépondérante, et se convertit en un tube qui sera l'intestin final. La seconde me paraît avoir une signification plus haute.

Ces deux diverticules latéraux sont relativement restreints. Leurs parois ne subissent aucune modification accentuée, ni cordale, ni musculaire ; elles demeurent épithéliales. Leur extension s'arrête de façon précoce : au niveau de chacune d'elles prend naissance une involution ectodermique qui s'enfonce à la rencontre de sa correspondante endodermique, et s'abouche avec elle. Les deux réunies composent, par leur mutuelle soudure, un court tube cylindrique, qui met en relations directes la cavité entérique, et future cavité branchiale, avec le dehors. Cette cavité possède donc, plus tôt ou plus tard, selon les ontogénèses, et d'ordinaire au moment de l'éclosion, deux conduits qui la font communiquer avec l'extérieur : ce sont les canaux branchiaux primitifs. Les diverticules latéraux ne constituent qu'une partie de ces canaux, puisque l'autre revient aux involutions ectodermiques. Malgré cet arrêt, dû aux connexions spéciales qu'ils nouent, leur valeur ne saurait se mettre en doute : ils équivalent à deux enterocœles. Sans aller, comme Della Valle (1881) l'a fait le premier, jusqu'à considérer les espaces péribranchiaux, émanés des canaux branchiaux

primitifs, comme ayant en entier une nature enterocœlienne, il importe toutefois de reconnaître que les rudiments premiers de ces espaces ont, en partie, une telle nature. L'essentiel, en ce cas, est d'accorder l'existence de ces diverticules enterocœliens, et le rôle joué par eux dans l'aménagement de l'appareil respiratoire. Ce fait leur donne, de manière hâtive, une direction morphogénétique toute spéciale ; par rapport aux autres enterocœles, il les conduit à une sorte d'avortement, et les affecte d'une façon différente. Ceci n'empêche pourtant qu'ils ne soient vraiment tels. Et, pour conclure, on doit considérer la région antérieure de l'enteron primitif, située dans le tronc, comme pourvue d'une paire d'enterocœles latéraux et symétriques, à l'égal de la région postérieure et caudale : cela, malgré le contraste de leurs dispositions primordiales et celui de leur évolution ultérieure.

La notocorde tient, dans la queue de l'embryon, la plus grande place ; elle en occupe l'axe. A examiner ses traits généraux, il semble qu'elle soit indépendante, et vraiment spécialisée ; elle conserve pourtant les traces de ses connexions premières. Le cordon subnotocordal l'accompagne exactement, s'unit à elle par son extrémité postérieure ; il suffit de remettre en place l'ancienne cavité cordocœlienne, en disjoignant ce cordon de la notocorde qui repose sur lui, pour retrouver l'enterocœle impair, amplifié à l'excès selon les dimensions actuelles de la queue. En avant, le cordon et la notocorde conservent, de leurs rapports génétiques d'autrefois, des rapports d'étroite contiguïté avec les ébauches mésodermiques comme avec la paroi endodermique de la vésicule branchio-intestinale. Si l'on voulait appliquer ici les conditions de la biomorphogenèse, on pourrait exprimer le tout en disant que les relations premières se sont modifiées dans la mesure stricte où l'ont exigés, et l'excessif développement, et le rôle particulier de la baguette notocordale.

La figure B explique les mêmes dispositions d'après une section longitudinale et horizontale. On y voit, en sus, les dérivés

des deux enterocœles façonnés d'un côté et d'autre du cordocœle. Leurs cavités ont disparu ; ils ont donc perdu tout rapport direct avec l'enteron ou ses dépendances. Chacun d'eux,

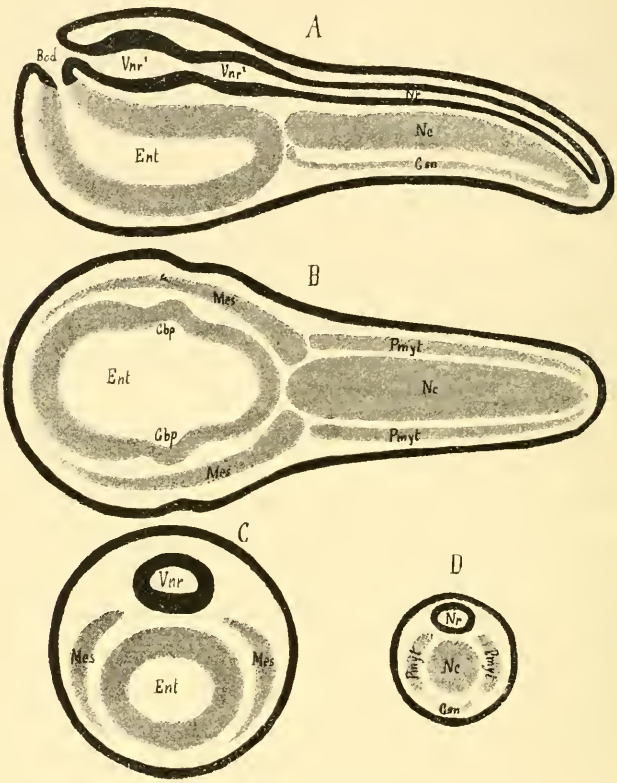


FIG. 3. Schèmes de la phase *Urocordella* ; en *A*, section verticale et médio-longitudinale ; en *B* section horizontale et longitudinale ; en *C*, section transversale du tronc ; en *D* section transversale de la queue. — L'ectoderme primordial et ses dérivés sont représentés en noir, l'endoderme primordial et ses dérivés en gris. — *Bod*, bouche définitive et neuropore ; *Nr*, neuraxe ; *Vnr*, *Vnr*', *Vnr*², vésicules antérieures du neuraxe ; *Mes*, mésoderme secondairement mésenchymateux ; *Pmyt*, plaque musculaire ; *Ent*, enteron ; *Cbp*, diverticule entérique destiné au conduit branchial primitif ; *Nc*, notocorde ; *Csn*, cordon subnotocordal.

réduit à ses parois, s'est scindé en deux parts, l'une entièrement caudale, et l'autre surtout troncale. La première donne la plaque musculaire correspondante, qui s'applique contre la notocorde ; cette plaque subit une différenciation précoce, et la

plupart de ses éléments seront frappés de dégénérescence au moment de la métamorphose, comme la queue qui les contient. La seconde consiste en un amas d'éléments groupés, ou dissociés, surtout nombreux dans la région postérieure du tronc, au voisinage de la queue, et moins abondants plus en avant, autour de la vésicule branchio-intestinale. Ces éléments composent, dans la présente phase, non point une paroi régulière, épithéliale, d'un diverticule enterocœlien, mais un mésenchyme embryonnaire, destiné, après la métamorphose, à engendrer les tissus mésodermiques définitifs. Contrairement à ceux des plaques musculaires, leur différenciation est tardive. Une telle opposition, ainsi préparée à l'avance, entre les deux portions du mésoderme, donne un argument de plus en faveur de la nature secondaire, et cœnogénétique, des larves urodèles des Ascidies simples.

Les figures C et D représentent des sections transversales de la même phase, l'une au travers du tronc, et l'autre de la queue. Elles complètent la démonstration, en achevant la mise en place des organes principaux. La préparation est terminée de ce qui est essentiel chez la larve. L'éclosion peut se produire. Suivant les ontogénèses, tantôt elle s'accomplit dès cette époque ; tantôt elle est plus tardive, permettant au tronc de se perfectionner dans le sens de sa structure définitive. L'orifice buccal se perce ; le neuraxe se met en rapport avec lui par un neuropore. L'anus s'ouvre à son tour. Les espaces péribranchiaux se façonnent, s'étendent, donnent lieu à la genèse des premiers trémas. Ceci est source de variations assez nombreuses.

Outre l'état de la notocorde et des appareils qui l'accompagnent dans la queue, la phase *Urocordella*, rapprochée de la phase *Cœlocordella* qui la précède, tire encore son intérêt du nombre et de la position de ses diverticules enterocœliens. Ceux-ci sont au nombre de cinq : un médian, impair et postérieur, le cordocœle ; les quatre autres latéraux, groupés en deux paires, l'une pour la queue, la seconde pour le tronc. Ce nombre,

égal à cinq, a son importance. Mac-Bride (1898), dans son étude sur le premier développement de l'*Amphioxus*, montre qu'il existe aussi chez ce dernier. Il trouve en lui un enterocœle impair et deux paires d'enterocœles latéraux. Celui-là donne les cavités céphaliques ; la première paire de ceux-ci engendre la première paire des myotomes avec les canaux lymphatiques des métapleures, la seconde se métamérise dorsalement pour

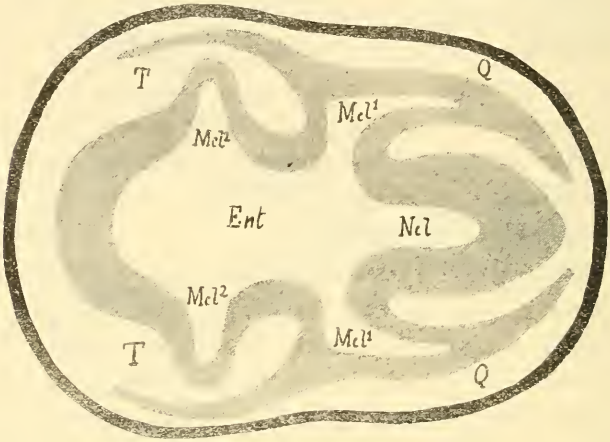


Fig. 4. Schème du système entérocœlien larvaire des Urocordés.— L'ectoderme primordial est représenté en noir ; l'endoderme primordial et ses dérivés sont représentés en gris. — *T*, tronc ; *Q*, queue; *Ent*, enteron : *Ncl*, cordocœle, enterocœle médian et impair; *Mcl*¹, enterocœles de la paire caudale, destinés à fournir les plaques musculaires de la queue et le mésoderme mésenchymateux secondaire du tronc ; *Mcl*², enterocœles de la paire troncale, destinés à fournir une partie des conduits branchiaux primitifs.

fournir les myotomes successifs. Il signale, à cet égard, la concordance remarquable qui s'établit avec les Enteropneustes, dont l'embryon est également pourvu de cinq enterocœles : l'impair pour la trompe, une paire pour le collier, une autre paire pour le tronc. La ressemblance complémentaire, qui se ménage avec les Tuniciers sur ce point, acquiert donc une extrême valeur.

Je ne pense point, toutefois, que cette identité soit aussi grande qu'elle ne le paraît. L'enterocœle impair des Tuniciers, destiné à produire la notocorde, n'a point un tel correspondant

complet chez l'Amphioxus. Il prend naissance aux dépens de cette partie de l'enteron primitif qui s'ouvre au dehors par la bouche primitive ; or, celui que l'on est tenté de lui comparer est engendré par une toute autre région de l'enteron primitif, opposée à celle où la bouche primitive existait avant sa fermeture. Les deux s'équivalent d'après leur situation médiane, mais non d'une autre façon, et ne semblent point homologues en réalité. Partant, les enterocœles pairs concordent aussi par le nombre et par la position, mais il s'agirait encore pour eux d'une équivalence restreinte, non pas complète. En somme, cette rencontre numérique a sa valeur sans doute, à la condition de ne point la rehausser, surtout en ce qui concerne les Tuniciers, au delà de ce qu'elle paraît vraiment comporter.

IX. — Ma conclusion peut se résumer dans la formule suivante : « La notocorde, chez les larves urodèles des Tuniciers, est engendrée par la paroi latéro-dorsale d'un diverticule enterocœlien impair, formé dans le voisinage de la bouche primitive ». Puis, lorsque cet orifice se ferme, lorsque les connexions directes s'interrompent entre l'enteron primitif et l'ébauche neuraxile, ce diverticule s'étend vers l'arrière, dans une région nouvelle, qui se délimite à ce moment et possède son caractère propre. Cette région est celle de la queue. Elle ne provient pas du tronc, mais se différencie en même temps que lui du corps entier ; elle tient de soi son pouvoir personnel de croissance et d'extension. Sa nature est celle d'un lobe, d'abord restreint et court, qui grandit par la suite, et s'allonge de façon excessive. En aucune des phases de son développement, elle n'offre de ressemblance avec le tronc ; les particularités typiques de l'une ne s'accordent point avec celles de l'autre.

Cette opinion s'écarte fort de celle que Ed. van Beneden et Julin présentent dans leur mémoire classique (1886), et réputé à juste titre. Leur avis a fait époque ; et, soit qu'on l'accepte en totalité ou en partie, soit qu'on le repousse, chacun,

parmi leurs successeurs, en a tenu compte. Selon eux, la queue des larves urodèles se doit considérer comme un tronc, restreint, en tant que structure, à sa plus simple expression ; sa notocorde équivaudrait à celle de l'Amphioxus, son cordon subnotocordal à un tube digestif, ses plaques musculaires aux rangées des myotomes de provenance enterocœlienne. Certaines des phrases dont ils se servent sont frappantes à cet égard : « ..... les Appendiculaires, qui réalisent à l'état permanent et sexué le type larvaire des Ascidiens, ne peuvent être que les descendants dégénérés des formes ancestrales, chez lesquelles le tube digestif droit s'étendait, comme chez la larve de l'Amphioxus, dans toute la longueur du tronc ». Et ailleurs : « ..... Les Tuniciers actuels dérivent de formes ancestrales segmentées qui, comme les larves de l'Amphioxus, possédaient, à droite et à gauche du plan médian, des saccules cœlomiques disposés par paires. Ces saccules, nés sous la forme de diverticules pairs de l'archenteron, n'apparaissent plus dans le cours du développement des Tuniciers actuels ; mais l'on trouve, dans la composition segmentaire des couches musculaires de la queue, des indices évidents de la composition métamérique du mésoblaste ancestral. » Plus loin, les auteurs complètent leur opinion en ajoutant que ces formes ancestrales, hypothétiques, nommées *Protochordata*, se dégagent des *Protoannulata*. Leur organisation ressemblait d'assez près à celle des *Protodrilus*, mais ils avaient en sus une corde dorsale.

Je n'ai point à discuter ici, dans le présent travail, la question des *Protoannulata ;* je m'occupe seulement de la notocorde. Et, comme cet appareil possède, chez les larves urodèles des Tuniciers, une situation caractéristique dans la queue ; comme, partout où on la rencontre avec sa structure complète, on la trouve placée dans une telle région, et liée à elle : on ne doit point la séparer de ce qui l'accompagne avec une telle persistance. Le sentiment que l'on a sur la valeur particulière de la notocorde se lie à celui que l'on tient au préalable sur la nature de la queue. Or, aucun fait, dans le développement embryon-

naire de cette région, n'autorise à envisager cette dernière d'une façon conforme aux idées exprimées par Ed. van Beneden et Julin. On n'y voit aucun vestige, si restreint soit-il, d'une cavité intestinale dans le cordon subnotocordal, ni de diverticules cœlomiques entre les éléments des plaques musculaires. C'est seulement un concept aprioristique que d'admettre, en ce cas, une abbréviation morphogénétique poussée à un tel degré. Le cordocœle et les deux enterocœles pairs, engendrés lors des phases premières du développement, montrent encore en eux des traces d'une cavité interne ; on ne dépasse point trop les limites de l'observation positive en les supposant plus grandes par essence, et se les représentant ainsi. On les franchit vraiment en allant plus loin.

Du reste, il suffit de lire l'ouvrage, publié en commun par ces éminents naturalistes, pour se rendre compte que leur esprit appliquait sans cesse à leurs observations un second concept indépendant d'elles. Celui-ci est à deux parties : d'abord l'origine annélidienne des Vertébrés ; ensuite, et par rapport à ces derniers, la nature dégénérescente, dégradée, des Tuniciers. Pourtant, une hypothèse n'est qu'un procédé provisoire d'explication, non point une mesure réelle, effective. Les faits, en eux-mêmes, ont leur mesure propre, et leur cause actuelle, que leur comparaison permet de se représenter. C'est à elles qu'il convient d'aller tout d'abord, afin de s'élever progressivement aux causes plus générales et plus éloignées. Les faits servent à construire le concept ; ils l'expliquent ; et non l'inverse. Dans le cas particulier de la notocorde, les observations ont, par elles seules, une raison suffisante qui ne mérite nullement, pour se laisser comprendre, de s'appuyer sur une autre raison tirée d'ailleurs.

A cet égard, et considérées de cette sorte, les recherches faites par Ed. van Beneden et Julin ont une grande importance. Elles traitent de *Clavelina*. Les miennes se bornent à les reprendre sur *Ascidia*, car les descriptions qu'ils donnent s'appliquent vraiment à un type général, que leurs successeurs ont

retrouvé. Leurs expressions sont d'ordre définitif. Ils distinguent, dans la larve, entre une partie antérieure précordale, où manquent la notocorde et le mésoblaste, et une partie postérieure cordale, où ces ébauches se façonnent. Le mésoblaste et la notocorde ont un rudiment commun qui dérive de l'endoderme. Le mésoblaste procède de deux diverticules latéraux de l'archenteron, ayant l'aspect de deux gouttières longitudinales ouvertes dans la cavité archentérique, et, par suite, la valeur d'enterocœles. Chacun se subdivise en deux parts : l'une, antérieure, se résout en un mésenchyme ; l'autre, postérieure, se convertit en plaque musculaire. Enfin, la notocorde, ayant aussi l'aspect d'une gouttière médiane ouverte dans l'archenteron, se peut assimiler à « un tube virtuel ». Je ne soutiens pas autre chose, en ajoutant la notion complémentaire du cordon endodermique, ou subnotocordal, qui complète le tube par en bas.

Plusieurs de ces résultats furent contestés par la suite ; pourtant, dans l'ensemble, ils se sont imposés peu à peu. Davidoff (1891), examinant le développement de *Distaplia magnilarva*, dont les œufs sont plus volumineux que ceux des Ascidies simples, et les ébauches embryonnaires plus massives, ne trouve point de cavités enterocœliennes ; cependant, il donne deux parts au mésoderme et à l'endoderme, l'une gastrale, l'autre prégastrale, la première correspondant à la notocorde et à la musculature caudale. Salensky (1895) sur *Diplosoma*, distingue entre un mésoderme somatique et un mésoderme caudal. Au sujet de la notocorde, il émet l'opinion qu'elle représente une partie de l'intestin primitif, un diverticule postérieur qui, perdant sa cavité, devient compact ; ce diverticule s'étendant dans la queue parallèlement à l'intestin caudal représenté par le cordon subnotocordal, la queue contiendrait donc deux diverticules archentériques superposés, homodynames des diverticules pharyngo-branchiaux.

Quelques auteurs préconisent pourtant des opinions différentes. Ainsi, selon Castle (1896), chez *Ciona*, le mésoderme aurait une double origine, à la fois ectodermique et endoder-

mique ; mais la notocorde provient de l'endoderme, et son ébauche apparaît au voisinage du blastopore, autour de lui. La notion de la provenance endodermique de l'appareil notocordal s'affirme de mieux en mieux, s'adjoignant à cette assertion complémentaire que le rudiment de l'organe est associé, dès son commencement, à une cavité tubuleuse émanée de l'enteron primitif. Pizon (1898), au sujet des Diplosomidés, décrit un diverticule, émis dans le vitellus par la cavité branchio-intestinale, et poussé jusqu'auprès de l'ébauche notocordale. Damas (1902-04), sur *Distaplia magnilarva*, mentionne la présence d'un diverticule pharyngien, terminé en cul-de-sac vers la région droite de la notocorde. La plupart des auteurs se rallient, sur ce fait, à l'avis de Beneden et Julin : ils prennent cette cavité tubuleuse pour un intestin rudimentaire. A mon sens, il s'agit ici du cordocœle, c'est-à-dire de la cavité même de l'ébauche notocordale. Leurs descriptions le démontrent de façon suffisante, et il est inutile d'insister davantage.

Ainsi, cette révision critique et rapide des principales observations accomplies par ailleurs, chez des Tuniciers autres qu'*Ascidia mentula*, dénote que les particularités constatées en cette dernière ne lui sont point spéciales. Elles ont un indéniable caractère de généralité. Les diverses recherches se corroborent mutuellement, pour conduire à une conclusion identique au sujet de la notocorde des Tuniciers. La forme première de cet organe est celle d'un diverticule médian, émis par l'enteron primordial, dans le voisinage de la bouche primitive, et tourné en sens inversé de l'enteron lui-même.

CHAPITRE DEUXIÈME

LA FORME PREMIÈRE DE LA NOTOCORDE CHEZ LES CRANIOTES ET LES ACRANIENS

I. — Les travaux sur le développement de la notocorde des Vertébrés sont très nombreux. Les discussions et les con-

testations à ce sujet furent fréquentes. Les recherches effectuées au cours des vingt dernières années, sur l'état et l'évolution des feuillets embryonnaires, ont pour beaucoup contribué à tout accorder. Il suffit de lire à cet égard l'excellent et suggestif chapitre écrit par Oscar HERTWIG, dont le nom restera lié à de telles études, dans le Traité d'embryologie publié sous sa direction (1906). Il est donc inutile d'insister en ce sens. Seules, quelques précisions spéciales seront nécessaires quant à la question dont je m'occupe.

La notocorde achevée s'entoure hâtivement, chez la plupart des embryons de Craniotes, des sclérotomes destinés à produire les pièces vertébrales. Par contre, chez beaucoup de Téléostéens et à leur éclosion, elle existe seule pendant une période assez longue : ces êtres procurent donc un matériel de choix pour son étude. Les descriptions suivantes s'appliquent à la Perche commune (*Perca fluviatilis*). On retrouvera en elles le principal de ce qui est déjà connu d'après les travaux des auteurs, et décrit à diverses reprises, mais considéré sans plus, et strictement d'une manière adéquate à mon sujet.

L'éclosion, chez la Perche, a lieu une quinzaine de jours après la fécondation. Cette durée n'exprime pourtant qu'une moyenne, car elle varie suivant la température, et il en est ainsi chez tous les Poissons des eaux douces, où les variations sont fréquentes sur ce point ; elle augmente quand la température baisse, et inversement. Au moment où l'embryon éclôt, pourvu de sa vésicule vitelline, son squelette interne se borne à la baguette notocordale. Celle-ci s'étend de bout en bout dans le corps ; en avant elle pénètre dans la région céphalique, au voisinage de l'épaisse ébauche cérébrale et des vésicules sensitives ; en arrière, elle dépasse le niveau de l'anus, et parvient jusque dans l'extrémité postérieure du tronc. Elle a la forme d'un cordon cylindrique médio-dorsal, intercalé au neuraxe et à l'intestin. Les trois figures 28, 29, et 30, la montrent à trois niveaux successifs : en arrière de l'anus, un peu en avant de l'anus, enfin au niveau de la vésicule vitelline. Partout, elle montre une

structure identique et des dimensions égales. La figure 31 représente une de ses coupes, examinée à un fort grossissement; sa substance vacuolaire s'entoure d'une mince paroi, constituée par la limitante interne. Les vacuoles sont grandes, entourées de minces trabécules anastomosés en un réseau qui se raccorde par sa périphérie à la limitante. Celle-ci est peu épaisse ; elle contient des petits noyaux disposés sans grande régularité, et ne laisse point trop discerner les membranes de ses éléments. Les sclérotomes n'existent pas encore ; la limitante est entourée par du mésenchyme non différencié, et par les myotomes.

Cette disposition s'acquiert d'une manière précoce, et se maintient assez longtemps. Il faut remonter bien tôt dans le développement embryonnaire pour trouver une phase moins avancée, et vraiment préparatoire par rapport à la précédente. La figure 32 représente une coupe transversale prise, chez un embryon du cinquième jour après la fécondation, au niveau des premiers myotomes du tronc ; la notocorde y est à l'état d'ébauche. Au-dessus d'elle se place le neuraxe, divisé en deux moitiés symétriques composées de neuroblastes ; le canal épendymaire, fort étroit, existe pourtant. L'ébauche notocordale consiste en une baguette médio-dorsale, placée immédiatement au dessous du neuraxe, et à son contact ; la série des coupes montre qu'elle a déjà son extension longitudinale, sauf vers l'extrémité postérieure du tronc, où elle ne se différencie pas encore. Elle montre déjà sa limitante et son contenu : les éléments de la première, cubiques, et disposés en une assise simple, sont assez distincts ; ceux du second, unis en un syncytium aux noyaux épais, commencent à se creuser de vacuoles. Les éléments de la limitante ressemblent, par les dimensions comme par l'aspect, à ceux qui les entourent et appartiennent au mésoderme ; ils ne s'en laissent discerner que par leur groupement régulier en un cordon longitudinal. Le feuillet moyen consiste en une masse cellulaire serrée, dont se dégagent seulement les ébauches des myotomes, de part et d'autre du

neuraxe. La notocorde est entourée par lui, sauf dans la région restreinte où elle touche au cordon neuraxile. De plus, au-dessous d'elle, et toujours comprise dans la masse de ce qui paraît être le feuillet moyen strict, se trouve un autre cordon cellulaire, compact, qui est l'ébauche intestinale. Par la suite, le rudiment notocordal et le rudiment intestinal s'isolent mieux, l'un au-dessus de l'autre, de ce qui les environne ; ils revêtent à mesure leur organisation définitive, le premier en devenant vacuolaire, et le second en acquérant sa cavité. Actuellement, tous deux ne consistent qu'en ébauches massives et pleines, juxtaposées, paraissant appartenir au même système que celui dont le feuillet moyen dépend aussi.

Il faut remonter jusqu'à la première journée du développement, de la 20e à la 24e heure après la fécondation, pour rencontrer la phase où ces ébauches prennent leur origine première. Telle est la figure 33. Le blastoderme vient de se subdiviser en deux feuillets primordiaux : l'ectoderme primitif se compose seulement d'une assise cellulaire ; l'endoderme primitif, plus épais, est constitué par de nombreux éléments disposés en amas compact sur plusieurs rangées. Les deux ébauches du neuraxe et de la notocorde ont déjà pris naissance ; mais, à cette date où les feuillets primordiaux se délimitent, les connexions sont telles qu'elles attestent des relations de première provenance. Le rudiment neuraxile, médian, plein, privé de cavité et nullement dédoublé, se rattache à l'ectoderme primitif. Par contre, le rudiment notocordal, plein également et privé de vacuoles, se raccorde à l'endoderme primitif, où, pour ainsi dire, il se concrète sur place. Tous les deux s'accompagnent mutuellement, et possèdent déjà leurs rapports caractéristiques, tout en ayant des origines différentes.

Une telle ontogénèse est fortement entachée d'abbréviation. L'endoderme primitif, abstraction faite de son annexe vitelline, se réduit à sa seule paroi, dont les éléments sont serrés et groupés ; sa cavité propre ne se montre point. Le neuraxe commence par être compact, et ne se convertit en tube que beaucoup plus

tard. Il en est de même pour l'ébauche de l'intestin définitif. Partout le type massif se substitue, dans le développement, au type creux. Ce n'est point dépasser par trop les assimilations probables que d'admettre un cas pareil pour l'ébauche notocordale. Sa nature de baguette, d'abord compacte, et plus tard vacuolaire, n'exprimerait donc pas sa véritable forme première. Bien qu'elle soit des plus fréquentes, et qu'on l'observe, non seulement chez les Téléostéens, mais encore chez presque tous les autres Vertébrés, il ne convient point de la considérer comme essentielle. La disposition initiale est d'autre sorte, sans doute ; pour la connaître, il faut la chercher en des ontogénèses où le type massif soit moins répandu.

II. — Grâce à leur tachygénèse si accentuée, grâce aussi à ce fait que leurs larves possèdent une notocorde nettement isolée, les Téléostéens montrent donc, avec une précision de beaucoup supérieure à celle des autres Craniotes, que l'état premier de l'organe notocordal ne saurait être celui d'une baguette privée de toute cavité. Ils soulignent en outre, avec une précision égale, puisque leur notocorde existe seule au début de leur existence larvaire libre, les connexions typiques de cet appareil. Celui-ci, sous-jacent au neuraxe, s'étend dans le tronc entier, au-dessus du tube digestif. Son extrémité antérieure s'avance sous l'ébauche cérébrale ; son extrémité postérieure s'arrête au niveau de celle de l'ébauche médullaire. Ses relations, à cet égard, ressemblent entièrement à celles que l'*Amphioxus* présente, et conserve depuis le moment où sa notocorde possède sa structure définitive. Les concordances sont frappantes. Elles conduisent à les rechercher depuis leur origine, tellement le parallélisme devient évident, et de préférence aux quelques Craniotes à l'organisation plus complexe, dont l'évolution embryonnaire pourrait aussi donner sur ce sujet quelques éclaircissements.

Les principaux épisodes de l'ontogénèse de l'*Amphioxus* sont connus ; d'ordinaire, les premières ébauches des organes

possèdent d'emblée les rudiments de leurs cavités propres, et ne se façonnent point suivant le type massif. Le neuraxe est engendré par une plaque ectodermique médio-dorsale, qui se ploie en gouttière d'abord, se convertit en un tube par la suite. Les myotomes, produits par l'enteron primitif, sont d'abord creux, et affirment de manière précise leur nature d'enterocœles. Il en est de même pour la notocorde. Celle-ci, avant de consister en une baguette, commence par être un tube, et auparavant une gouttière longitudinale, médio-dorsale, longeant, au-dessous de l'ébauche neuraxile, la voûte de l'enteron primitif. Il n'est ici, contrairement à la larve urodèle des Tuniciers, aucun indice de cordocœle, c'est-à-dire d'enterocœle médian, impair, connexe à la bouche primitive, et spécialement destiné à former la notocorde aux dépens de sa paroi latéro-dorsale.

De telles dispositions méritent de s'approfondir, à double titre : en elles-mêmes, et par comparaison avec leurs similaires des Craniotes. Sur ce qui les concerne, la gouttière cordale, forme première de l'ébauche de la notocorde, possède une cavité et une paroi. Sa cavité s'ouvre dans celle de l'enteron primitif ; son développement propre montre qu'elle en provient. La production de la gouttière est due, en effet, à un double plissement de la voûte entérique. La paroi, par suite, équivaut, de son côté, à une partie de cette voûte, isolée du reste par les deux plis, et subissant ensuite une évolution spéciale. De plus, le plissement notocordal n'est point le seul à s'accomplir dans la région dorsale de l'enteron ; les enterocœles du mésoderme épithélial, matrices des myotomes, s'y placent aussi de part et d'autre de la gouttière cordale. La cavité de l'enteron primitif engendre donc, dans sa part dorsale, celle de la notocorde commençante, et celle des futurs segments musculaires. De même sa paroi donne naissance, dans la même région, aux éléments de la notocorde et à ceux des segments ; après quoi, ce qui demeure en place persiste comme paroi définitive de l'ébauche branchio-intestinale. La concordance avec les dispositions

similaires des Tuniciers paraît complète ; dans les deux cas, l'ébauche notocordale, d'abord creuse, s'encadre des rudiments premiers de la musculature, issus comme elle de la paroi de l'enteron primitif. Cette concordance n'existe toutefois que dans l'origine générale aux dépens d'un feuillet primordial, et dans le procédé génétique ; elle manque par ailleurs. Chez les Tuniciers, la région où s'effectuent ces phénomènes est voisine de la bouche primitive ; les pièces en cause, et surtout la notocorde, prennent une allure qui leur est propre. Chez les Acraniens, la région correspondante est dorsale ; au lieu de se cantonner au voisinage de la bouche primitive, elle s'étend jusqu'au niveau de l'extrémité antérieure de l'embryon ; et les ébauches affectent une conformation toute différente. La concordance est donc incomplète.

Au contraire, la ressemblance fondamentale est entière des Acraniens avec les Craniotes. L'endoderme primitif de ces derniers se subdivise, comme chez l'Amphioxus, en ébauche notocordale, ébauches mésodermiques, et endoderme définitif. De même encore, la première, encadrée des secondes, s'étend au-dessus du troisième, sur la ligne médio-dorsale et au-dessous du neuraxe, dans toute la longueur du corps de l'embryon. La seule opposition réside dans la nature première des rudiments : compacte chez les uns, creuse et ouverte chez l'autre. Comme l'état des Craniotes sur ce point est aussi celui auquel parviennent les Acraniens après la disposition primitive en gouttière ; comme, d'autre part, la plupart des Craniotes montrent, dans leur ontogénèse, la substitution fréquente du type massif au type creux : on peut admettre, en somme, que la forme première de leur notocorde soit secondaire, non primordiale. Et, si l'on essaie de se représenter celle-ci, on est conduit à la prendre, en raison même des ressemblances d'autre part, pour identique à celle des Acraniens.

Une objection s'élève toutefois, tirée des divergences entre les auteurs au sujet de la provenance exacte, chez l'Amphioxus, des éléments de la voûte entérique destinée à engendrer la

notocorde. Pour la plupart des naturalistes, ceux-ci appartiennent à l'endoderme primitif. Tel n'est point l'avis de Lwoff (1891-93), et, plus récemment, de Cerfontaine (1905-06). Selon eux, cette voûte provient de l'ectoderme. Au moment où la blastulation s'achève, où la gastrulation va commencer, les blastomères de l'endoderme primitif diffèrent par leur aspect de ceux de l'ectoderme; et l'on voit, pendant l'invagination gastrulaire, plusieurs de ces derniers se laisser entraîner par l'involution, se placer au plafond même de la cavité entérique, et servir par conséquent à la genèse de la notocorde. Cerfontaine, notamment, est très explicite à cet égard. Il publie, dans la planche XIX de son excellent mémoire, une série de douze figures diagrammatiques, destinées à démontrer l'évidence d'un tel fait.

Il est pourtant impossible, à mon avis, d'accepter ainsi des conclusions semblables. J'en trouve la preuve dans le travail même de Cerfontaine, et je fais à son opinion deux objections : l'une portant sur la chose en soi, l'autre sur la méthode suivie. Quant à la première, les diagrammes sont affirmatifs, mais non les dessins des préparations, figurés dans la même planche et dans la planche suivante : certains laissent dans l'esprit un doute sur la valeur si précise que l'auteur leur attribue. Quant à la seconde, Cerfontaine, et Lwoff avant lui, ont cédé par trop volontiers à cet entraînement habituel aux embryologistes, dont on se dégage souvent avec difficulté, et qui consiste à attribuer par avance aux ébauches embryonnaires un sens qu'elles n'ont pas encore. On sait ce qui va se passer ; et l'on pense, l'on estime, comme si cette connaissance, anticipée chez l'observateur, avait son répondant chez l'embryon observé. Dans le cas considéré, l'endoderme et l'ectoderme, feuillets primordiaux, se définissent seulement d'après leur situation mutuelle dans la gastrule, et non d'autre sorte. Ils n'existent pas encore avant la gastrulation. Il n'est alors que le blastoderme, destiné à les produire tous les deux. Qu'il y ait, dans cette assise blastodermique, plusieurs types de blastomères, cette

dissemblance est affaire particulière à ces éléments, et non à la disposition qu'ils auront plus tard. Que certaines cellules destinées à s'invaginer ressemblent, par leurs dimensions, ou par tout autre caractère cytologique, à d'autres qui demeurent superficielles : ceci n'a rien à voir au delà, et peut dépendre de bien autre chose que de la situation future. Il suffit à la voûte entérique d'appartenir vraiment à la paroi invaginée pour avoir valeur d'endoderme : nulle considération supplémentaire ne saurait entrer en compte.

La conclusion devient évidente, Les Craniotes et les Acraniens possèdent un seul et même type de notocorde. L'unique motif de diversité tient à la forme première : d'ordinaire, cette forme est celle d'une baguette pleine ; plus rarement, celle d'une gouttière. Ces deux modalités, si opposées en apparence, s'unissent en réalité par de nombreuses transitions, dont l'ontogénèse de plusieurs Craniotes montre les indices manifestes. Elles se lient bien davantage, si l'on considère les circonstances accessoires du développement touchant aux modifications tachygénétiques. Ces deux sortes s'accordent alors, et la première se raccorde à la seconde. La forme première et fondamentale de la notocorde est celle d'une gouttière longitudinale médio-dorsale, creusée sur l'étendue entière de la voûte de l'intestin primitif, avant que ce dernier ne subisse les changements qui doivent le différencier en un appareil branchio-digestif.

III. — Que l'on rassemble les particularités essentielles des Acraniens et des Craniotes, au sujet du développement de la notocorde et des pièces connexes, on obtient une série de phases successives, comparable à celle des Tuniciers. Cette comparaison a son utilité, car elle permet de préciser les concordances, les différences, et d'aboutir ainsi à une conclusion rationnelle. Ces phases, au nombre de trois, sont désignées d'après les dispositions de leur organe notocordal : *Protocordella, Glyphocordella, Holocordella.*

Phase première : Protocordella.

Cette phase succède à la gastrulation; elle équivaut, en son sens, à *Eocordella* des Tuniciers. Elle lui ressemble, sauf en un point : sa privation d'un diverticule enterocœlien impair, médian, placé dans le voisinage de la bouche primitive. La voûte de l'enteron est pourtant l'objet d'une modification qui aura pour fin la genèse d'une notocorde ; mais ce mouvement génétique s'étend à la voûte entière, suivant une bande longitudinale et médiane. Il ne se cantonne pas dans une région restreinte. Il consiste en une amplification, qui commence à se traduire par la production de plissements longitudinaux, de sillons et de diverticules. L'un de ces sillons, franchement médian, est le début de la gouttière cordale, qui parviendra, lors de la phase suivante, à sa réalisation complète.

Sauf ces dissemblances, exprimées de manière suffisante par les deux figures schématiques de la figure 5, prises en elles-mêmes et comparées à celles de la figure 1, page 478, les phases en cause s'accordent d'autre part. La face dorsale de *Protocordella* porte suivant sa longueur, sur sa ligne médiane, une gouttière ectodermique, qui va en arrière jusqu'à la bouche primitive, et se continue avec elle : c'est la gouttière médullaire, ébauche du neuraxe. De même encore, la lèvre postérieure de la bouche primitive se prolonge vers l'avant, se joint à mesure aux rebords du sillon précédent, et progressivement convertit ce dernier en un tube neuraxile. L'extrémité antérieure du tube s'ouvre au dehors par un neuropore, qui se déplace sur la face dorsale de l'embryon, et se reporte toujours plus avant ; son extrémité postérieure donne accès dans le canal neurentérique, et, par cet intermédiaire, dans l'enteron primitif. Ces deux sortes de communications premières du tube neuraxile, l'une avec l'extérieur, l'autre avec la cavité digestive primordiale, persistent ici plus longtemps que chez les Tuniciers, à en juger d'après l'ontogénèse de l'*Amphioxus*,

et d'après les épisodes de l'extension des ébauches embryonnaires primitives autour du vitellus chez les Craniotes. Elles demeurent encore, soit en réalité, soit en indication essentielle.

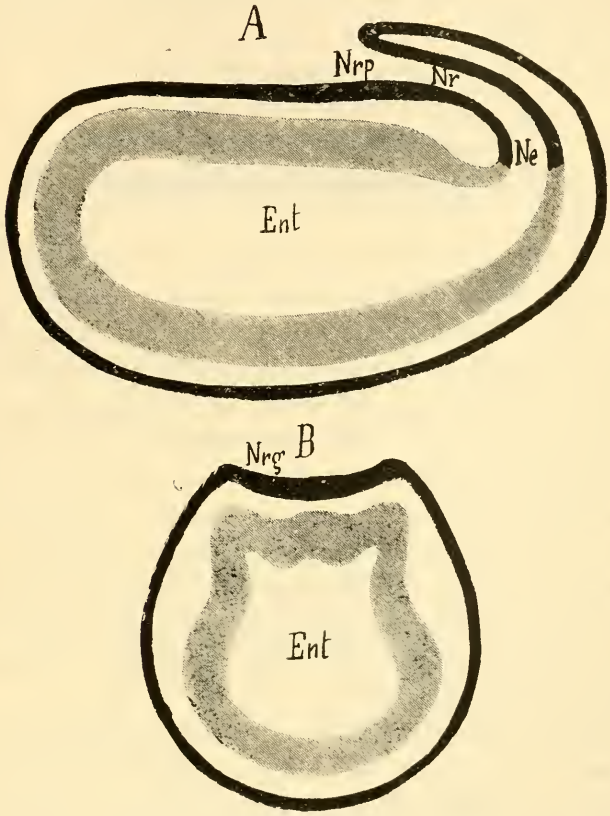


FIG. 5. Schèmes de la phase *Protocordella* ; en *A*, section verticale et médio-longitudinale ; en *B*, section transversale par le milieu du corps. — L'ectoderme primordial et ses dérivés sont représentés en noir, l'endoderme primordial et ses dérivés en gris. — *Nrp*, neuropore ; *Nr*, neuraxe ; *Ne*, canal neurentérique ; *Nrg*, gouttière dorsale, ou médullaire ; *Ent*, enteron, à la voûte duquel se manifestent les premiers plissements, qui préparent la phase suivante.

lorsque la notocorde et le neuraxe sont déjà parvenus à leur période d'état ; alors qu'elles s'interrompent chez les Tuniciers, et cessent d'être de précoce façon. Ce contraste sera, dans le chapitre suivant, discuté de manière plus détaillée.

Les discussions sur le procédé employé par la gouttière

médullaire pour se convertir en tube neuraxile, sont justiciables de la même critique que leurs similaires des Tuniciers. En pareil cas, toute constatation isolée n'acquiert sa valeur complète qu'à la condition de lui ajouter le principal des observations similaires faites par ailleurs. Elle n'indique, par elle-même, qu'une modalité, et non la potentialité entière.

Phase deuxième : Glyphocordella.

Le nom de cette phase lui vient de son caractère fondamental : l'ébauche de la notocorde consiste, chez elle, en une gouttière. La forme première de l'organe s'y trouve réalisée, quant aux Craniotes et aux Acraniens. Cette gouttière, médiane, parcourt en entier la voûte de l'enteron. Elle s'étend, en arrière, jusqu'au voisinage du canal neurentérique. Elle s'encadre, sur la droite et sur la gauche, des premiers diverticules enterocœliens, dont la splanchnopleure est destinée à fournir les myotomes. Le neuraxe, toujours pourvu de son neuropore, et mis en relation d'autre part avec la cavité de l'enteron primitif, commence à occuper presque toute l'étendue de la ligne médiodorsale, diminuant d'autant l'espace concédé à la gouttière médullaire dont il provient.

L'opposition avec *Cœlocordella*, phase correspondante des Tuniciers, se trouve des plus nettes quant à la disposition de l'ébauche notocordale. Chez *Cœlocordella*, cette ébauche, déjà affirmée, est représentée par la paroi latéro-dorsale d'un diverticule enterocœlien impair, le cordocœle ; ce dernier a pris un tel accroissement, et avec une telle rapidité, que l'enteron primitif paraît se dédoubler en deux parties, l'une cordale pour le cordocœle, l'autre précordale pour l'enteron définitif. Par voie de conséquence, le canal neurentérique disparaît, et toute relation directe s'interrompt entre le neuraxe et l'enteron. Rien de pareil ne se montre dans *Glyphocordella*, sa correspondante des Acraniens et des Craniotes. Le diverticule postérieur

fait défaut ; nul dédoublement précoce transverse ne s'accomplit dans l'enteron primitif, qui reste entier. Seule, une subdivision se manifeste selon un plan longitudinal : elle a pour effet

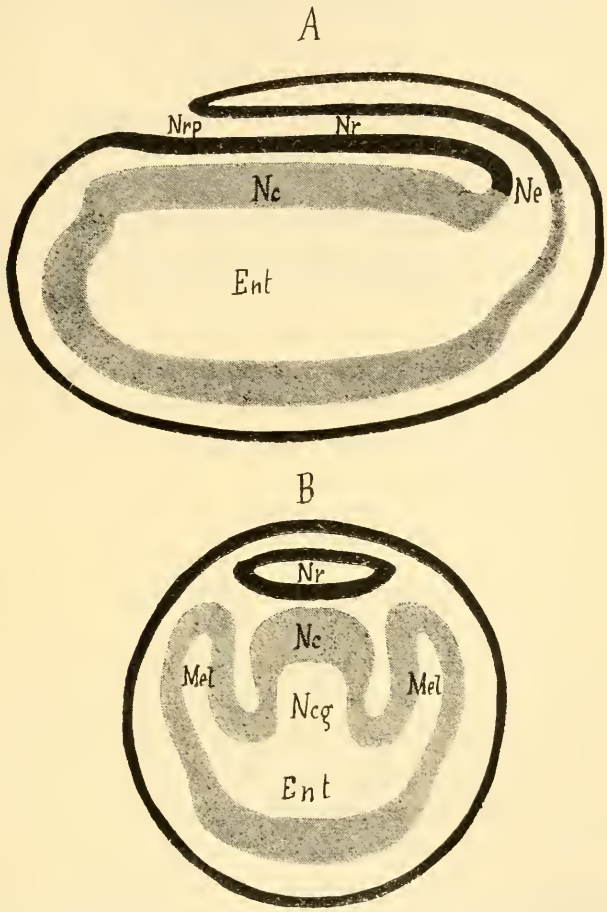


FIG. 6. Schèmes de la phase *Glyphocordella* ; en *A*, section verticale et médio-longitudinale ; en *B*, section transversale par le milieu du corps. — L'ectoderme primordial et ses dérivés sont représentés en noir, l'endoderme primordial et ses dérivés en gris. — *Nrp*, neuropore ; *Nr*, neuraxe ; *Ne*, canal neurentérique ; *Ent*, enteron ; *Mel*, enterocœle ; *Ncg*, cordoglyphe ; *Nc*, notocorde.

de différencier l'enteron primitif en deux parts superposées, semblables à deux gouttières affrontées par leurs bords ; ou, dans les ontogénèses par abbréviation, à deux tubes médians,

parallèles, l'un supérieur, l'autre inférieur. De ces deux gouttières, la supérieure représente l'ébauche de la notocorde, et sa forme première ; il est donc permis de faire ressortir sa nature dissemblable de celle du cordocœle, de la désigner par le terme de *gouttière cordale*, ou plus explicitement de CORDOGLYPHE (de Γλυφή, gouttière). L'inférieure n'est autre que le rudiment de l'enteron définitif. Les diverticules enterocœliens se rattachent à cette dernière dans sa zone de jonction avec la gouttière cordale.

Le dessin A, dans la figure 6, représente le schème d'une section longitudinale de *Glyphocordella*. On y voit le tube neuraxile, son neuropore, et le canal neurentérique ouvert dans la cavité d'un enteron nullement dédoublé ; le contraste s'y précise avec le dessin A, équivalent, de la figure consacrée à *Cœlocordella*. Le dessin B de la présente série, opposé de même à C et D de la figure 2, achève l'explication au moyen de diagrammes représentatifs.

Phase dernière : Holocordella.

Cette phase découle de la précédente, et se détermine par elle, comme *Urocordella* l'est par *Cœlocordella*. L'ébauche notocordale, quand elle s'établit sous sa forme première de cordoglyphe, s'étend déjà, sur la ligne médio-dorsale, au-dessus de l'enteron entier. Ces relations se maintiennent ; il en résulte que la notocorde finale, au lieu de se restreindre comme celle des Tuniciers à une région localisée de l'organisme, occupe le corps entier de son extrémité antérieure à la postérieure. Les deux dessins schématiques de la figure 7 expliquent cet état ultime et bien connu, mais qui n'a point valeur primitive, qui découle d'un état antérieur à lui, où il se préparait. La notocorde y tient lieu d'appareil de notable importance, réglant et dirigeant les autres dans leurs dispositions. Elle y acquiert une prédominance que sa similaire des Tuniciers est loin de possé-

der à un égal degré. Elle justifie ainsi le terme d'*Holocordella*, que l'on peut accorder à la phase où elle tient ainsi, dans le plan général de l'économie, une telle prépondérance

La notocorde a désormais sa condition de baguette pleine,

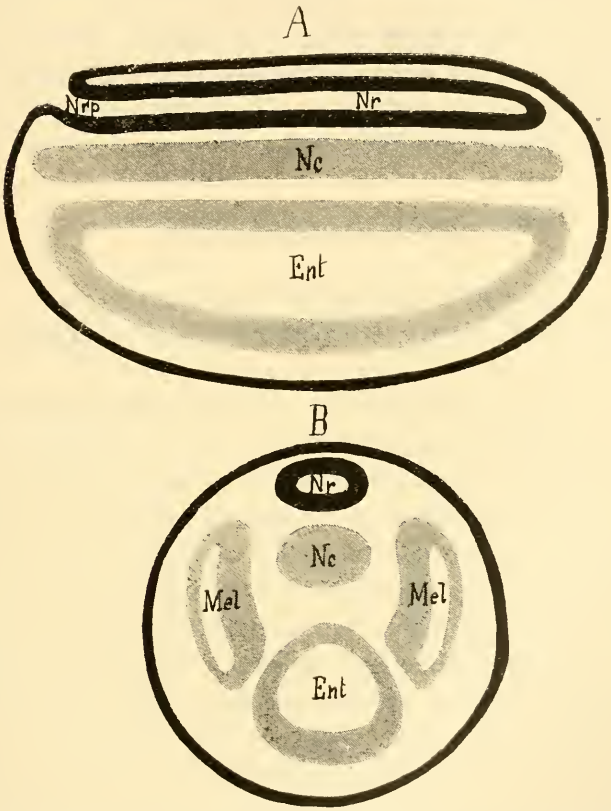


FIG. 7. Schèmes de la phase *Holocordella* : en *A*, section verticale et médio-longitudinale ; en *B*, section transversale par le milieu du corps. — L'ectoderme primordial et ses dérivés sont représentés en noir, l'endoderme primordial et ses dérivés en gris. — *Nrp*, neuropore ; *Nr*, neuraxe ; *Ent*, enteron ; *Mel*, enterocœle ; *Nc*, notocorde.

intercalée au tube neuraxile et au canal branchio-digestif. Elle l'obtient, depuis sa forme première de gouttière, en rapprochant ses bords amincis, et en épaississant sa zone médiane. Cet état second de l'ontogénèse essentielle est souvent le premier de l'ontogénèse effective. Il convient d'en tenir compte.

par suite, et de relever en lui ses dispositions fondamentales, mais il faut aussi le remettre à sa place, et le subordonner, dans le sentiment que l'on a de lui, comme il l'est dans les phénomènes naturels. La forme première de la notocorde, chez les Craniotes comme chez les Acraniens, n'est point, comme le nom paraîtrait l'indiquer, celle d'un cordon cylindrique et massif, mais bien celle d'une gouttière dorsale, d'un cordoglyphe, étendue, comme une rainure longitudinale au-dessus de la cavité de l'enteron primitif.

CHAPITRE TROISIEME

LES DEUX TYPES DE LA NOTOCORDE ET LES DEUX GROUPES DES CORDÉS

I. — A. Kowalevsky publia, voici une quarantaine d'années, ses célèbres mémoires (1866-71) sur le développement embryonnaire des Ascidies. Il demeure entendu, depuis cette époque, que la notocorde des Tuniciers et celle des Vertébrés sont entièrement homologues. De l'avis général, les deux pièces appartiennent à un même type. Il y aurait, chez ces êtres, une seule notocorde, engendrée, disposée, conformée de façon identique, et n'offrant de différences qu'au sujet des dimensions. Plus courte chez les uns, elle se cantonne dans une région déterminée du corps, la queue. Plus longue chez les autres, elle s'étend au corps entier, et s'avance jusque dans la tête. Les expressions d'*Urocordés*, de *Céphalocordés*, dues à Ray Lankester (1875), celle-ci plus spécialement appliquée à l'*Amphioxus*, mais que les Craniotes méritent aussi bien, expriment avec justesse de telles dissemblances. Ces dernières mises de côté, tout concorderait d'autre part. Le résultat en est, au sentiment de nombreux naturalistes, que Tuniciers et Vertébrés se toucheraient de près : soit — en exprimant cette pensée dans un langage phylogénétique — que l'on considère les premiers comme les ancêtres des seconds, soit qu'on les prenne pour dérivés d'eux, ou de

types affines et primitifs, par voie de dégradation organique.

Cet avis, à mon sens, ne saurait s'accepter désormais. On ne peut plus dire « LA NOTOCORDE » en désignant par ce terme l'appareil des Tuniciers, celui des Vertébrés, et sous-entendant, par surcroît, que les deux sont identiques. On doit dire « LES NOTOCORDES ». L'organe, en effet, est double. Son unité est apparente ; elle existe seulement dans l'état définitif, non dans la disposition primordiale. La dualité, par contre, est réelle.

A considérer ensemble la notocorde de l'embryon des Craniotes, celle de l'Amphioxus, celle des larves urodèles de Tuniciers et des Appendiculaires, les concordances frappent surtout. Même situation médio-dorsale sous le neuraxe, même provenance aux dépens de l'endoderme primitif, même structure élémentaire, même rôle fonctionnel : il semble difficile d'accepter l'idée que les homologies ne soient pas complètes. L'idée naît pourtant, et s'affirme, en recherchant et examinant les formes premières de l'appareil. Ces formes diffèrent ; les Tuniciers ont leur type, les Acraniens et les Craniotes en ont un autre. De cette dissemblance primitive découlent d'autres dissemblances, fort importantes, quant à la constitution générale de l'économie ; loin de s'amoindrir, elles s'exagèrent. La dualité de la notocorde n'est qu'un commencement ; et, sous l'identité apparente, se cache un contraste marqué.

Il devient donc nécessaire de peser avec soin le pour et le contre, et d'apprécier, d'une manière aussi serrée que possible, ce qui se ressemble dans les deux cas, ou ce qui s'oppose. On n'obtiendra qu'ainsi les mesures d'évaluation, quant aux affinités naturelles des Cordés entre eux et avec les groupes voisins.

II. — La forme première de la notocorde, chez les Tuniciers, est un cordocœle. Bien que l'ontogénèse des moins complexes de ces animaux, les Appendiculaires, soit encore inconnue pour une assez grande part, la similitude de ces derniers et des larves urodèles permet d'étendre à tous ce qui est de celles-ci.

Le cordocœle est un diverticule impair, médian, dorsal, ayant valeur d'enterocœle, produit par l'enteron primitif au voisinage, et en avant, de la bouche primitive et du canal neurentérique. Sa paroi latéro-dorsale donne la notocorde : en s'épaississant, modifiant ses éléments, et faisant disparaître la cavité du cul-de-sac. Sa paroi ventrale persiste un temps sous l'aspect d'une bandelette indifférente, le cordon subnotocordal, qui ne tarde point à se désagréger, laissant la notocorde seule pour représenter la pièce entière.

La forme première de la notocorde, chez les Acraniens et les Craniotes, est un cordoglyphe. Celui-ci consiste en une gouttière médiane, dorsale, creusée à la voûte de l'enteron primitif sur toute l'étendue de ce dernier, et non pas seulement dans une zone localisée. Sa paroi entière produit la notocorde en s'épaississant, et ne laisse aucun résidu.

Ces deux dispositions primitives ont entre elles, soit dans le temps, soit dans l'espace, des ressemblances et des différences. Il n'est de ressemblances que dans l'espace, et partielles par conséquent. Par contre, les différences portent, à la fois, sur l'étendue et sur la durée.

Les concordances sont de plusieurs ordres. L'une tient à la provenance commune des éléments destinés à fournir, dans les deux cas, l'ébauche notocordale : ils dérivent de l'endoderme primordial, et se détachent de ce dernier au même titre que les rudiments mésodermiques. La situation, considérée par rapport au plan général de l'économie, est également identique : longitudinale et médio-dorsale. Ceci entraîne une nouvelle ressemblance quant aux connexions : la notocorde se place sous le neuraxe, et au-dessus du tube digestif, ou du prolongement de son axe. La structure histologique offre à son tour des conditions correspondantes, et bien connues. Enfin, la fonction principale s'offre toujours de même : la notocorde sert de premier squelette intérieur.

La dissemblance initiale, d'où les autres découlent, porte sur les régions d'origine des ébauches notocordales. Chez les

Tuniciers, cette zone se localise dans la partie de l'enteron primitif, qui confine à la bouche primitive et au canal neurentérique : position dorsale et postérieure, ou dorsale et inférieure, suivant l'orientation que l'on convient de donner à l'organisme embryonnaire. Celle des Acraniens et des Craniotes, par contre, occupe une bande médio-dorsale étendue selon la longueur entière de l'enteron primitif. Son début, dans quelques cas, paraît se montrer au voisinage de la bouche primitive, comme dans le type précédent ; mais, au lieu de s'y limiter, l'ébauche gagne de l'avant, et se développe sur une plus vaste superficie.

Quel que soit le degré d'extension de la région génétique, cette dernière, en raison de sa nature propre, se soumet à une prolifération active, et à un accroissement consécutif de sa surface. Celui-ci, comme il en est dans les lames épithéliales, se réalise en s'accompagnant de plissements. Des dépressions se creusent, et s'agrandissent. Or, ces dépressions se disposent de deux manières différentes. Dans le cas des Tuniciers, où la zone proliférante est circonscrite, relativement restreinte, le creux revêt l'allure d'un cul-de-sac, d'un diverticule. Dans celui des Acraniens et des Craniotes, où la zone correspondante, plus vaste, est plus longue que large, il devient gouttière longitudinale, ou sillon.

Cette opposition nouvelle conduit à une autre. Les directions d'accroissement, suivies à la fois dans le temps et dans l'espace, ne sont plus les mêmes. Le diverticule du premier cas grandit, et s'allonge ; il ne peut le faire que du côté opposé à l'enteron dont il provient, et sur le prolongement de l'axe longitudinal de ce dernier, ou d'un axe parallèle. Il s'étend par l'arrière, augmentant à mesure son aspect propre de diverticule. Sa paroi latéro-dorsale s'épaissit, et se modifie en notocorde ; celle-ci, par voie de conséquence, se place derrière l'enteron, et ne saurait être ailleurs. — Inversement, la gouttière du second cas, en s'amplifiant, s'approfondit, mais demeure en place, à la voûte de l'enteron, et au-dessus de la cavité de ce dernier. Lorsque sa paroi s'épaissit, et produit la notocorde,

celle-ci se trouve donc couchée au-dessus de l'enteron même, et s'étend sur une longueur égale, parallèlement à lui. Les deux sortes de notocordes s'accroissent de façons différentes.

Des dissemblances complémentaires surgissent alors. Des deux côtés, l'ébauche, à son extrême début, se place en avant (ou au-dessus, suivant l'orientation conventionnelle) du canal neurentérique et de la bouche primitive, soit que ces pièces primordiales s'offrent réellement, soit qu'elles se représentent seulement de manière virtuelle. En ce qui concerne les Tuniciers, elle grandit vers l'arrière, et détermine l'occlusion précoce, et la disparition rapide de ces appareils. Par contre, chez les Acraniens et les Craniotes, l'extension principale s'accomplit au-dessus de l'enteron, en ménageant ces organes embryonnaires; aussi ces derniers demeurent-ils plus longtemps, et se conservent-ils, soit réellement, soit virtuellement et de façon représentative, jusqu'à une époque plus avancée du développement.

D'autre part, l'enteron des Tuniciers, muni de son diverticule cordogénétique, donne bientôt à ce dernier une grande ampleur. Il en résulte qu'il se scinde transversalement, dans toute ontogénèse, en deux régions distinctes, l'une cordale, la seconde précordale. Rien de pareil ne se montre dans celui des Acraniens et des Craniotes ; aucune scission transversale ne s'y accomplit. La subdivision, qui a pour résultat de délimiter l'ébauche notocordale, s'opère suivant un plan longitudinal.

Tout ceci s'achève par une double conformation dans le plan fondamental de l'organisme. La notocorde des Tuniciers, située derrière l'enteron, et persévérant dans cette situation, modèle selon sa convenance la région qui la contient. Celle-ci s'allonge de façon connexe ; d'abord comparable à un lobe postérieur, elle finit par devenir une queue volumineuse, où se groupent les appareils de la motricité. Le corps se divise en deux parts : un tronc pour les organes de la vie végétative et sensitive ; une queue pour ceux du mouvement. Les Appendicu-

laires restent ainsi ; ailleurs, avec la fixation, ou la locomotion presque passive, la queue disparaît, et l'une seule des deux régions demeure.— Les Acraniens et les Craniotes montrent encore à cet égard un contraste marqué. Leur notocorde, étant disposée au-dessus de l'enteron, sur la longueur entière du corps, modèle d'après ses indications ce corps au complet, et non pas seulement une de ses zones. Les appareils de soutien, ceux du mouvement, au lieu de s'assembler en arrière de ceux des vies végétative et sensitive, se rangent au-dessus d'eux, et autour d'eux. Le corps reste d'une seule venue, et ne se scinde qu'ultérieurement en régions, qui ne correspondent en rien à celles des Tuniciers. La queue de ces derniers n'a point sa similaire ailleurs ; elle est spéciale en soi. Si, en raison des circonstances qu'elle détermine, dans le temps et dans l'espace, chez les êtres qui en sont pourvus, on désigne ceux-ci par l'expression d'Urocordés, ceux-là méritent celle d'Holocordés, seule capable d'exprimer justement les qualités communes aux Craniotes et aux Acraniens.

Dressant alors le bilan des similitudes et des contrastes, on en aboutit à l'avis que la notocorde des Urocordés n'a point son homologue complet dans celle des Holocordés. Leurs différences vont beaucoup plus loin, et s'adressent, on le voit, à bien autre chose qu'aux seules dimensions en longueur. Il est des concordances ; mais il est aussi des différences considérables. Celles-ci ne vont point jusqu'à faire disparaître toute homologie ; cependant, elles l'atténuent dans de fortes proportions. Les deux notocordes ont un commencement identique, mais borné à leur extrême début, et dans la situation de leur zone génétique ; elles s'écartent ensuite, chacune suivant sa direction propre. La ressemblance initiale entraîne quelques rapprochements dans la position définitive, les connexions, et le rôle ; toutefois, ces derniers s'associent à des contrastes marqués. En résumé, la notocorde n'est point un organe monotypique. Elle est bitypique par essence. Il y a en réalité, deux types notocordaux.

Ces deux types sont-ils réductibles l'un à l'autre ? Tous les documents embryogéniques s'accordent à montrer leur opposition, dès le moment où ils revêtent leurs qualités. Il n'est rien, parmi eux, qui décèle un passage du diverticule à la gouttière, du cordocœle au cordoglyphe, ou inversement. Les seules relations sont celles du début, lorsque les ébauches se présentent en avant (ou au-dessus) de la bouche primitive et du canal neurentérique. Peut-être le cordocœle, en se creusant sur place et n'empruntant rien de plus à la paroi de l'enteron, doit-il se considérer comme offrant une disposition élémentaire par rapport au cordoglyphe, qui s'allonge aux dépens de la voûte entérique ? Cela est probable, et le diverticule se peut prendre comme primitif relativement à la gouttière. Cette réduction, où les deux se ramènent, est la seule acceptable, à ce qu'il semble. Passée la phase où elle se montre, les autres ne font qu'accumuler les divergences.

III. — Pareil résultat conduit à discuter, et à évaluer d'autre sorte, les affinités mutuelles des animaux pourvus d'une notocorde. Cette opinion nouvelle s'écarte sensiblement de l'avis habituel. Ce dernier s'affirme surtout dans les traités généraux, et dans les travaux récents des naturalistes qui ont étudié les Tuniciers ; il ressort, par exemple, de la lecture des mémoires publiés par Conklin (1905), Damas (1902-04), Herdman (1904), Willey (1893-1906), d'autres encore. Selon lui, les Tuniciers, l'Amphioxus, les Vertébrés, ne sont pas très éloignés ni distincts ; ils composent trois groupes, fort divers, il est vrai, par le nombre et la variété de leurs représentants, mais sensiblement homodynames quant à leur valeur morphologique. Ils s'assemblent selon une série de complexité, que les uns prennent en la remontant et certains en la redescendant, où l'Amphioxus occupe une situation intermédiaire. Ils offrent des ressemblances que l'on relève volontiers, et que l'on met au premier plan, sans trop se demander si elles sont essentielles, ou si elles n'exprimeraient point de strictes convergences.

Ils paraissent, en somme, liés de près et presque d'égale façon.

Or, ceci n'est point mon sentiment.

Au sujet de la notocorde, organe prédominant à tous égards, les Tuniciers ne sont pas mieux des Cordés primitifs que des Vertébrés dégénérés. Ils sont, en réalité, des Cordés véritables, ayant leur type spécial de notocorde, et leur organisation particulière. Cette dernière présente bien quelques traits communs, et de majeure importance, avec celle de l'Amphioxus et des Vertébrés : les centres nerveux dorsaux, le cœur ventral lorsqu'il existe, le pharynx branchial, la notocorde ; mais elle se dispose à sa manière, et celle-ci se montre telle, que l'on ne saurait en dire, se tenant aux faits positifs de l'ontogénèse actuelle, ni qu'elle dérive par simplification de celle des Vertébrés, ni qu'elle soit capable de la donner par sa propre complication.

Les Appendiculaires, à cet égard, méritent surtout considération. Ils figurent si bien, à l'état permanent et bionomique, la forme passagère de la larve urodèle des autres Tuniciers, que la plupart des naturalistes s'adressent à eux pour leurs explications données sous une forme phylogénétique. Trois opinions ont cours sur leur cas. L'une d'elles, surtout préconisée par E. Perrier (1898) et par plusieurs des auteurs déjà cités, se rapporte à une théorie générale bien connue, celle de l'origine annélidienne et de la dégradation organique ; les Appendiculaires marqueraient en cela un des degrés. Une autre, due à Brooks (1893), prend les Appendiculaires pour ancêtres communs des Tuniciers et des Vertébrés. Enfin, dans la troisième, acceptée par E. Häckel (1896), par Herdman (1904), par Julin (1904), etc., les Appendiculaires représentent actuellement les ancêtres des seuls Tuniciers ; l'Amphioxus et les Vertébrés constitueraient un phylum collatéral, issu d'une commune souche avec les précédents, celle des Cordés primitifs et disparus.

Cette dernière opinion s'accorde le mieux avec les documents fournis par la morphologie. La notocorde des Appendi-

culaires, celle des larves urodèles, appartiennent à leur type propre ; elles diffèrent assez de leurs similaires de l'Amphioxus et des Vertébrés pour s'abstenir de les rapprocher de façon trop étroite.

De leur côté, les Acraniens, en ce qui concerne leur notocorde, ne sont pas mieux des Procordés actuels que les Tuniciers. Ils sont aussi avancés, dans l'élaboration de cet organe, que les Craniotes eux-mêmes. Ils ne possèdent point de sclérotomes, ni par suite, de pièces squelettiques péri-notocordales ; mais ceci n'a rien à voir avec l'appareil pris en soi, et n'affecte que les tissus avoisinants. Une notocorde d'Amphioxus ne diffère point, dans ses qualités essentielles, de celle d'un embryon de Vertébré véritable avant la genèse des ébauches vertébrales. Craniotes et Acraniens vont de pair ; ils ont leur type, opposé à celui des Tuniciers. On désigne souvent, acceptant un terme dû à Ray Lankester, les Acraniens par le nom de *Céphalocordés*, exprimant ainsi la grande longueur de leur notocorde et sa pénétration dans l'extrémité antérieure du corps. Cette expression conviendrait tout autant aux Craniotes, et serait moins explicite que celle d'*Holocordés*, créée par Gadow en 1898 ; celle-ci a l'avantage, en effet, de mieux indiquer l'ensemble des conditions en cause.

IV. — On aboutit ainsi aux propositions suivantes, qui résument et concluent d'après les faits :

1° Il y a deux types notocordaux, celui de l'Urocorde et celui de l'Holocorde. Tous deux présentent des ressemblances selon leur condition commune ; ils offrent en outre des différences suffisantes pour les spécialiser nettement.

2° Chacun de ces types possède sa forme première, le cordocœle pour l'urocorde, le cordoglyphe pour l'holocorde. Ces deux formes du début se spécialisent aussi bien en leur sens que les notocordes parvenues à leur plein état de structure.

3° Il ne semble y avoir d'identité réelle entre ces deux types, et de juxtaposition véritable, qu'à leur extrême commence-

ment, lorsque les éléments de leurs ébauches se délimitent dans le feuillet primordial interne. Passée cette époque précoce, où les ébauches n'ont revêtu encore ni leur forme d'état, ni leur forme première, les différences ne font que s'accroître.

4° Les animaux pourvus d'une notocorde certaine, les *CORDÉS*, se classent en deux groupes : les UROCORDÉS et les HOLOCORDÉS, dont chacun possède son type notocordal, et n'a que lui. Aussi doit-on prendre ces deux groupes, dans la taxonomie, pour spécialisés en eux-mêmes à l'égal de leur organe caractéristique.

CHAPITRE QUATRIEME

LES AFFINITÉS NATURELLES DES CORDÉS

I. — A. KEMNA (1904), en quelques pages d'une critique judicieuse et bien informée, recherche où peut être l'origine de la corde dorsale. Il n'apporte, par lui-même, aucun fait ; mais il examine avec soin les documents acquis, et tâche de préciser leur valeur. Appliquant à la notocorde la notion des organes précurseurs, et reprenant en ce sens l'opinion de GEGENBAUR, il conclut ainsi : que cet appareil, à son début, n'était qu'un diverticule, privé de tout rôle de sustentation. Selon son avis, la notocorde équivaudrait, du moins en sa disposition primitive, à un cul-de-sac, ou à une gouttière, façonnées, aux dépens de la paroi digestive, dans les régions moyenne et postérieure du corps.

J'accepte en son entier une telle conclusion, et je lui apporte les preuves indispensables. Les deux formes premières de la notocorde sont bien, soit un diverticule comme le cordocœle, soit une gouttière comme le cordoglyphe. J'estime, en outre, qu'il est possible, en s'aidant d'elles, d'évaluer les affinités naturelles des Cordés.

Il importe toutefois, dans cette discussion complémentaire, de considérer seulement, et strictement, les formations notocordales, et de laisser à part les pièces considérées par plu-

sieurs naturalistes comme étant leurs homologues. On a parfois établi des rapprochements de cette sorte avec les Némertines, les Arthropodes, les Annélides surtout. On a voulu trouver les ébauches de la notocorde dans un certain nombre de systèmes organiques, pourtant bien spécialisés en leur sorte. Les véritables formations notocordales ont cependant leurs caractères propres, qui fixent leur valeur réelle, et limitent singulièrement les concordances. Ces dernières se bornent si bien, qu'il devient inutile, et peu logique, de chercher au delà.

Les deux formes premières de la notocorde, la gouttière et le diverticule, ont en commun certaines particularités caractéristiques, dont la constance indique la haute importance. Toutes deux prennent naissance de manière hâtive, dès le premier achèvement de l'intestin primitif. Toutes deux se constituent aux dépens de la paroi intestinale même, dans une région médio-dorsale, et voisine de la bouche primitive. Toutes les deux, enfin, contractent, dès leur commencement, une étroite liaison de contiguïté et de parallélisme avec le neuraxe, au point d'établir ensemble une sorte de groupe fondamental dans l'organisme embryonnaire. Cette liaison s'accentue encore d'autre part, grâce au canal neurentérique, qui met en communication directe la cavité du neuraxe avec celle de l'intestin primitif. Il suffit donc, pour apprécier les affinités naturelles, d'examiner quels animaux possèdent de la même manière, avec une rigoureuse similitude dans l'espace comme dans le temps, des dispositions comparables à celles des véritables Cordés.

II. — La plus complexe des deux formes premières de la notocorde semble représentée par le cordoglyphe ; cette gouttière emprunte plus à la paroi entérique, pour se façonner, que le cordocœle, et son apparition entraîne celle de plissements plus accusés. Elle consiste, parvenue à sa période d'état avant qu'elle ne devienne une notocorde réelle, en un sillon médian, longitudinal et dorsal. Or, des appareils similaires existent dans la branchie des Acraniens, des Tuniciers, et des Enterop-

neustes. Certains de ces derniers, *Ptychodera* notamment, montrent même, sur ce sujet, une disposition persistante, qui rappelle de près celle de la gouttière cordale. Mais je n'estime point que l'on puisse conclure, d'après cela seul, à une homologie complète.

La présence de gouttières sur les parois digestives est de cas fréquent. Des groupes autres que ceux des Cordés et des Enteropneustes sont parfois pourvus de même ; et, chez certains d'entre eux, les détails de structure et de connexions se montrent presque identiques. On ne saurait donc faire fond sur une circonstance d'ordre aussi général. Mais il y a plus. Si les sillons branchiaux, soit ventraux, soit dorsaux, paraissent rappeler, et surtout ces derniers, le cordoglyphe des Cordés, ils ne le rappellent que dans l'espace, non point dans le temps. Ils n'ont pas la genèse hâtive, très précoce, de la gouttière notocordale, ni ses connexions spéciales. A en juger d'après l'ontogénèse, et même en tenant compte, dans une large mesure, de déplacements toujours possibles et de retards évolutifs, on ne saurait assimiler entièrement des circonstances aussi dissemblables. Les deux sont par trop éloignées. Il y a discordance dans le temps, et toute homologie réelle fait défaut.

Les gouttières branchiales et intestinales paraissent jouer un rôle dans un mode particulier d'alimentation. Lorsque l'animal, privé de pièces masticatrices, doit avaler, pour se nourrir, les menues particules prises au dehors, et les absorber en grand nombre, ces rainures servent à les guider vers un lieu déterminé, ou à conduire l'eau épurée. Leur existence se rattacherait donc à une éventualité toute fonctionnelle, indépendante des affinités naturelles. Leur présence, en divers cas, se devrait à un phénomène de convergence, et non à une autre cause. Aussi, malgré les concordances manifestes que la gouttière cordale offre avec plusieurs de ces appareils, notamment avec ceux des Enteropneustes, il importe de ne se prononcer qu'avec réserve, et de différer toute affirmation catégorique, car les faits connus empêchent de décider. Et même, pour résu-

mer, il semble bien que le cordoglyphe n'ait point son correspondant réel, les formations similaires ne pouvant se rapporter à lui que par résurgence ou par convergence.

III. — On ne saurait en dire autant du cordocœle, du diverticule impair, dorsal et postérieur, émis par l'intestin primitif pendant l'ontogenèse des Urocordés. Celui-là semble bien avoir des homologues, dans la nature actuelle, chez les Enteropneustes, les Phoronidiens, et les Ptérobranches. Des auteurs nombreux, parmi ceux qui ont étudié ces derniers groupes, inclinent de ce côté. Leur avis, s'il est acceptable, aurait une grande importance, car le cordocœle représente sans doute le type élémentaire, parmi les formes premières de la notocorde. Les affinités naturelles se prendraient ainsi par la base, et non d'autre façon.

Pourtant, dans cette discussion, les Ptérobranches doivent être réservés. *Rhabdopleura* et *Cephalodiscus* possèdent, à la vérité, des expansions pharyngiennes que l'on assimile à des formations notocordales ; mais plusieurs objections se dressent, et l'on ne peut les éluder. Une telle assimilation ne se réalise que par ressemblance apparente avec l'état des Enteropneustes ; or, ce dernier prête encore à contestation. Le développement embryonnaire étant peu connu, on ignore, d'autre part, si les qualités caractéristiques de la notocorde naissante sont offertes, ou non, par ces diverticules annexés à la région antérieure du tube digestif. Les auteurs les plus récents, Conte et Vaney (1906), Fowler (1904), Harmer (1905), Schepotieff (1906), se mettent en désaccord sur la valeur qu'il convient d'attribuer à ces organes. Les faits acquis demeurent insuffisants pour trancher, et la question, sur ces animaux, reste en suspens. On ne peut opiner à leur égard que par entraînement d'après une comparaison partielle, non par raisonnement positif sur des documents entiers et directement appliqués à leur objet.

Il n'en est plus de même au sujet des Enteropneustes et des

Phoronidiens. Ici, les documents directs existent, et permettent d'aboutir avec une assurance suffisante.

IV. — Deux avis s'opposent quant à la valeur du diverticule pharyngien des Enteropneustes. Suivant l'un, auquel s'attachent les noms de Bateson (1884-86), de Willey, et de plusieurs autres, cet appareil serait l'homologue de la notocorde, si l'on en juge d'après ses connexions et sa liaison au squelette proboscidien. Selon l'autre, surtout défendu par Spengel (1893), auquel une étude de Caullery et Mesnil (1904) sur *Protobalanus Kœhleri* donne un plus grand poids en se référant à un organisme élémentaire, cette homologie serait inexacte. Les partisans de la première opinion rapprochent les Enteropneustes des Cordés ; ceux de la seconde les en éloignent, pour mieux faire valoir les concordances avec les Annélides. Ces deux opinions semblent tranchées et inconciliables, bien que plusieurs considérations, exposées par Kœhler (1886), aient montré la possibilité d'une entente à leur égard.

Elles ne s'opposent, à mon sens, qu'en apparence, car la discussion porte où elle ne devrait pas aller. Les auteurs comparent, jusqu'ici, la stomocorde (Willey) des Enteropneustes à la notocorde complète des Cordés ; ils trouvent des ressemblances et des dissemblances. Les uns appuient sur les premières, et leur accordent la prédominance : les autres agissent de même sur les secondes. La comparaison, ainsi bornée, ne s'achève point, et prête à de sérieux litiges. Spengel, avec son école, a grandement raison de ne point vouloir considérer comme une notocorde réelle ce diverticule creux. Mais la notocorde des véritables Cordés a deux formes successives, qu'il faut envisager, chacune à son tour. S'il n'est point de ressemblance avec la forme dernière, et achevée, il en est une, en revanche, avec la forme première que possèdent les Urocordés. Le cordocœle, avant qu'il ne devienne notocorde, a l'aspect d'un diverticule creux, impair, dorsal, comme la stomocorde des Enteropneustes. Si la similitude fait défaut par rapport à l'organe achevé,

et si l'on n'a point tort de l'indiquer, elle existe, par contre, avec l'organe primitif, et celle-ci doit être signalée. La stomocorde des Enteropneustes, prise dans son ensemble et en masse, abstraction faite des détails particuliers de sa structure propre, devient l'homologue du cordocœle des Urocordés.

Cette homologie n'offre qu'un point douteux, où un éclaircissement serait désirable. Le cordocœle naît, aux dépens de l'intestin primitif, dans le voisinage immédiat de la bouche primitive. Rien de tel ne se montre chez les Enteropneustes. Les premières phases de l'ontogénèse ne sont guère connues que d'après celles de la larve de Bateson. Or, chez cette dernière, la bouche primitive, ou du moins, l'orifice que son origine et sa situation portent à considérer comme telle, se façonne et se clôt dans une région diamétralement opposée à celle où la stomocorde prendra naissance. Les connexions de voisinage se montrent bien, par la suite, avec la bouche définitive et l'intestin antérieur, telles, ou peu s'en faut, que le cordocœle les offre à son tour ; mais elles manquent au début, et ce défaut, jusqu'à plus ample informé, empêche d'accepter entièrement l'opinion favorable à l'homologie notocordale, tout en lui accordant, dans l'état présent des connaissances, les plus grandes probabilités.

Il y a plus encore. Le cordocœle des Urocordés a valeur d'enterocœle médian, et impair ; il naît avant les enterocœles latéraux. Or, dans la larve de Bateson, la région de l'intestin primitif, où naîtra la stomocorde, commence par engendrer un diverticule enterocœlien impair, qui deviendra le cœlome de la trompe. Puis, les enterocœles latéraux naissent à leur tour : et, peu après, l'ébauche de la stomocorde se délimite, dans la zone même dont l'enterocœle impair vient de se séparer. Il semble que les deux pièces, cœlome de la trompe avec sa paroi, et stomocorde, fassent partie d'un seul et même appareil, qui se subdivise hâtivement, au point d'être engendré en deux fois, et à deux reprises successives. Les connexions ultérieures, et si étroites, de ces deux pièces et de leurs dépendances, con-

tribuent à renforcer cette opinion. En tout cas, la comparaison avec le cordocœle des Tuniciers est suggestive à cet égard. L'homologie avec ce dernier ne s'adresse pas seulement, quant aux Enteropneustes, à la seule stomocorde, mais à cette dernière augmentée du cœlome proboscidien. Celle-là conserverait avec l'appareil digestif les relations premières, alors que l'enterocœle, se fermant de son côté, les perdrait.

Une telle assimilation est prise en soi, selon la notocorde seule, et ses qualités principales. Les rapports de situation avec les autres parties de l'organisme, et notamment avec les orifices digestifs, y sont négligés. Ces derniers ne paraissent avoir, du reste, qu'une valeur subordonnée à celle des dispositions notocordales, en raison de leur constance moindre. Aussi cette comparaison, qui semble plausible, pourrait-elle, à mon avis, se pousser plus loin encore, et s'étendre aux régions qui contiennent les formations notocordales similaires. De ce chef, la queue des Appendiculaires et des larves urodèles des Ascidies deviendrait l'homologue de la trompe des Enteropneustes.

Sans insister davantage sur ce point, dont la démonstration complète exigerait des documents nouveaux sur la valeur qu'il convient d'attribuer aux ouvertures de l'appareil digestif, à leurs déplacements véritables, voire même à leurs substitutions — car la bouche définitive des uns occuperait la situation de l'anus des autres, et inversement — et revenant à la notocorde, on voit que l'homologie de la stomocorde des Enteropneustes s'adresse au cordocœle des Urocordés. Elle ne va pas à la notocorde définitive. Elle doit se prendre en adjoignant le cœlome proboscidien à la stomocorde. Elle ne porte point sur l'organisme achevé, mais sur des phases embryonnaires très primitives. Par conséquent, l'opinion de Spengel, sauf les précédentes réserves, se rend plus acceptable que celle de Bateson. Les Enteropneustes ne sont pas tout à fait de vrais Cordés. Ils possèdent seulement, dans leur économie, avec leur stomocorde, un appareil homologue de l'une des formes premières de la notocorde; mais ils lui donnent une allure propre,

et ils ne la convertissent jamais en notocorde réelle. La même appréciation s'adresse à leur pygocorde. Sans les ramener aux Annélides, on doit reconnaître qu'ils constituent à eux seuls, de ce fait, un groupe autonome, parallèle à celui des Cordés, et spécialisé en soi. Ils offrent une structure des plus intéressantes ; ils gardent en eux, avec persistance, une disposition première que les Cordés se bornent à traverser au cours des phases initiales de leur ontogenèse ; ils lui ajoutent d'autres dispositions supplémentaires, les unes comparables encore à celle des Cordés, les autres différentes. Ils réalisent, en somme, un organisme ayant son originalité. Mais on ne peut dire qu'ils rappellent entièrement les précurseurs des Cordés actuels, car ils n'ont de ces derniers qu'une partie des caractères. Ils sont à côté des Cordés véritables, non au-dessous.

V. — L'Actinotroque, larve du *Phoronis*, possède des diverticules digestifs, que leur origine, leur situation, et leur structure, ont porté à considérer comme ayant une valeur notocordale. Parfois l'embryon en a deux, symétriques et latéraux ; plus souvent, il n'en montre qu'un, impair et médian. Ces diverticules se placent dans la part élargie, initiale, de l'organe digestif, non loin de l'œsophage, au voisinage de la bouche ; leurs cavités communiquent avec celles de l'appareil dont ils dépendent, et dont ils proviennent ; les éléments de leur paroi subissent fréquemment une modification vacuolaire.

Si l'embryon des Phoronidiens arrêtait à cela des qualités de cette sorte, l'homologie notocordale serait difficile à soutenir, car elle s'appuierait sur des faits trop restreints. Mais il a davantage ; et les auteurs, à mon sens, n'ont point accordé à ces circonstances complémentaires leur importance véritable, et majeure. L'Actinotroque possède un volumineux lobe préoral, qui, à l'état normal, chez la larve vivante, demeure rabattu au devant de la bouche, et la dépasse par en bas. Ce lobe se peut comparer à un vaste capuchon, qui délimite, entre lui et la face buccale de l'embryon, un spacieux vestibule préoral au fond

duquel la bouche est ouverte. Les diverticules digestifs sont situés, dans le corps, au niveau de ce vestibule, ou non loin de lui. Ils occupent la position du cordocœle, par rapport au neuraxe naissant et semblable à un vestibule en voie d'élongation. La discussion relative aux Phoronidiens doit donc tenir compte de ce cas spécial, et ne pas s'arrêter à la seule considération des diverticules pris en eux-mêmes.

Trois opinions ont été proposées au sujet de cette homologie : celle de MASTERMAN (1898-1902), celle de WILLEY (1899), et la mienne (1900). MASTERMAN est le premier en date. La larve Actinotroque présente plusieurs types distincts. Celui que MASTERMAN a étudié possède deux diverticules, deux pleurocordes. L'auteur se base de préférence, pour ses comparaisons, sur des assimilations discutables entre la structure de l'Actinotroque et celle des Enteropneustes, puis sur la structure vacuolaire des appareils en cause. Il conclut en créant, pour les Phoronidiens pris comme Cordés primitifs, le groupe des DUPLICICORDÉS. — L'homologie notocordale, tout en étant exacte quant à son essentiel, et conservant à MASTERMAN le mérite de l'avoir signalée, ne me paraît pas avoir, de cette façon, toute sa justesse. La plupart des types de l'Actinotroque n'ont qu'un diverticule, et non pas deux. La comparaison par l'entremise des Enteropneustes offre ce défaut de fait, que les Enteropneustes eux-mêmes sont discutés à cet égard; et ce défaut de fonds, qu'elle n'est point prise directement, par la recherche des qualités communes à ces diverticules et aux notocordes véritables. Tous ces motifs empêchent d'accepter en ses détails l'avis de MASTERMAN, sans insister davantage, ni examiner d'autres considérations touchant à l'organisation même et à l'ontogénèse de l'Actinotroque.

Il est également superflu de trop appuyer sur l'opinion de WILLEY, comparant les deux diverticules pairs et le diverticule impair de l'Actinotroque à des cæcums latéraux et au cæcum ventral de la stomocorde des Enteropneustes. Une première objection se dresse, faisant remarquer que les diverticules im-

pairs et le diverticule pair s'excluent mutuellement suivant les formes d'Actinotroque, alors que leurs soi-disant correspondants coexisteraient dans la stomocorde. Une seconde objection porte sur ce point que les cæcums seraient des parties d'un appareil prises pour le tout, au lieu de les considérer selon leur rang véritable, qui est secondaire. Enfin, dans le développement, les uns équivalent à des dépendances de la stomocorde, les autres à des productions directes et précoces de l'organe digestif. Aucune concordance véritable ne se manifeste donc entre eux.

Mon avis est que la ressemblance réelle avec une formation notocordale se doit chercher entre le diverticule impair de l'Actinotroque et le cordocœle. Les deux se correspondent exactement, dans le temps comme dans l'espace. Ils montrent même origine, même précocité, même situation par rapport à la bouche primitive, qui se clôt plus tard chez les Cordés, mais se maintient ouverte chez l'Actinotroque. Le vestibule préoral de cette dernière occupe une situation identique à celle de l'ébauche neuraxile, envisagée au moment où la lèvre postérieure s'avance au-dessus de la gouttière médullaire. Les parois ont aussi même nature et même provenance ; on verra plus loin que l'identité se poursuit jusque dans la composition nerveuse. L'œsophage de l'Actinotroque se peut assimiler au canal neurentérique de l'embryon des Cordés. Les ressemblances sont complètes, entières, avec cette différence qu'une telle structure disparaît rapidement quant aux Cordés, alors qu'elle demeure plus longuement chez l'Actinotroque, pour se modifier d'autre sorte par la suite. L'homologie semble donc plausible, ayant pour elle toutes les apparences.

Des objections multiples se présentent toutefois, qu'il convient d'énumérer, et de discuter. Celle qui s'offre d'abord tient au nombre : certains types d'Actinotroques n'ont qu'un diverticule, et, dans leur cas, l'homologie serait exacte ; mais d'autres en ont deux, et la comparaison, ainsi prise à ma manière, se mettrait en défaut. — Il faut remarquer, cependant, que les rap-

ports d'origine et de situation se conservent au cas de dualité, comme à celui d'unité. Il faut observer, en outre, que les diverticules uniques sont les plus répandus, et qu'ils accompagnent d'ordinaire une organisation assez élémentaire de l'économie larvaire : ils paraissent, en conséquence, avoir valeur primitive par rapport aux autres. La recherche de l'homologie se doit, par suite, baser de préférence sur la disposition unitaire. Que les pleurocordes de Masterman équivalent à un diverticule

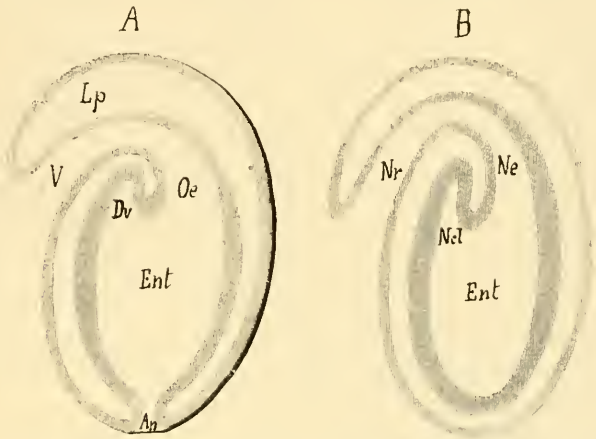


Fig. 8. Schèmes de la comparaison de la phase *Actinotrocha* des Phoronidiens et de la phase *Eocordella* des Tuniciers. — En *A*, section verticale et médio-longitudinale d'une *Actinotrocha* ; en *B*, section similaire, orientée de même, d'une *Eocordella*. — *Lp*, lobe préoral ; *V*, vestibule prébuccal ; *Œ*, œsophage ; *Ent*, enteron ; *An*, anus ; *Dv*, diverticule ventral. — *Nr*, neuraxe ; *Ne*, canal neurentérique ; *Ent*, enteron ; *Ncl*, cordocœle.

dédoublé secondairement, ou peut-être aux deux enterocœles latéraux des Urocordés, la question se peut discuter, mais elle ne touche en rien à celle qui s'examine ici, sur l'homologie directe entre le diverticule impair et le cordocœle. Et cette dernière incline d'elle-même vers l'affirmative.

Une deuxième objection touche au contraste des fonctions. Le cordocœle s'amplifie, se modifie en épaississant sa paroi, et la changeant, pour une bonne part, en notocorde, en organe de soutien ; le diverticule, par contre, demeure petit, et semble jouer un rôle de glande intestinale. — Une telle objection ne

compte point dans la recherche des homologies, qui doit seulement prendre en charge l'origine et la position, pour délaisser la fonction. L'homologie s'adresse aux qualités de la forme, non à celles de la taille ni de l'emploi fonctionnel.

Une troisième opposition se pourrait baser sur la rareté d'un tel diverticule assimilable au cordocœle, puisque certains types d'Actinotroque sont seuls à l'avoir. Or, il suffit que cet organe existe, pour être obligé d'en tenir compte ; son degré de répartition n'augmente en rien, ni ne diminue sa valeur morphologique. Du reste, l'Actinotroque appartient au groupe de la Trochophore et de ses dérivés. Ces derniers ne sont pas tous connus encore, et jusque dans les plus petits détails de leur structure. Quelques-uns paraissent avoir aussi des glandules de cette nature. Il ne serait pas étonnant que des appareils, homologues à leur tour du diverticule, soient trouvés ailleurs. Ceci ne saurait changer le sentiment qu'il convient d'avoir sur eux, car cet avis est indépendant d'une telle notion. Mais il contribuerait à l'affermir, en précisant, au sujet du cordocœle, que son correspondant immédiat se présente parmi des diverticules glandulaires assez répandus.

On peut objecter encore la disparition complète du diverticule chez l'Actinotroque ; cet appareil, propre à la larve, manque à *Phoronis* adulte. Contrairement au cordocœle, qui ne s'atrophie point, mais encore augmente et se complique. Cette objection est toute d'apparence. Il suffit à l'homologie de se présenter au moment voulu dans le temps, et à l'endroit voulu dans l'espace : ceci est bien du cas présent. Les modifications ultérieures interviennent seulement pour montrer comment une ressemblance originelle se convertit, par la suite, en une dissemblance plus ou moins prononcée ; mais on doit les laisser à leur rang dans l'étendue comme dans la durée, et ne les point reporter au moment où elles n'existent pas encore.

Enfin, l'allure propre à l'Actinotroque donnerait un dernier moyen de s'opposer à une telle comparaison. La différence est

grande, en effet, entre cette larve et l'embryon des Cordés. Il convient pourtant d'observer que la comparaison n'est point entre l'Actinotroque complète ni la larve complète des Urocordés, mais entre certaines dispositions primitives de ces deux organismes embryonnaires. Il convient, en outre, de souligner que ces derniers, et l'Actinotroque plus encore que l'autre, sont loin d'avoir une entière valeur patrogonique. Partant, les conditions secondaires doivent s'éliminer pour ne retenir que les principales ; et, en résumé, ces dernières s'accordent à démontrer l'homologie cordocœlienne du diverticule impair.

Cet organe serait donc l'homologue de l'une des formes premières de la notocorde, et de la plus élémentaire. Puisqu'il en est ainsi, et si l'on considère avec lui les autres pièces de l'économie dans leurs rapports mutuels, on en vient à prendre le lobe préoral de l'Actinotroque pour correspondant de la queue naissante des embryons d'Urocordés. C'est revenir d'une autre manière à l'opinion de Masterman, qui assimile ce lobe à la trompe des Enteropneustes. En somme, le lobe préoral des Actinotroques, la trompe des Enteropneustes, la queue des Appendiculaires et des larves urodèles de Tuniciers, constitueraient trois régions équivalentes, malgré les diversités extrêmes qu'elles offrent à tous égards dans leurs dispositions finales. Si surprenante qu'elle paraisse, cette opinion n'en a pas moins pour elle les plus grandes probabilités. Elle trouve même quelque appui dans des circonstances d'à côté, et notamment dans cette curieuse observation de Goldschmidt (1903), que l'embryon des Appendiculaires porte, au sommet de sa queue en voie de naître, une touffe de productions ectodermiques ayant l'aspect de fines baguettes. Faut-il voir en cet appareil un homologue de la plaque céphalique des Trochophores ? Tout y inclinerait.

VI. — L'une des parties litigieuses de cette discussion consiste à attribuer une valeur neuraxile au vestibule préoral de l'Actinotroque. Les deux appareils paraissent tellement différer qu'il

devient difficile, au premier abord, de les considérer comme homologues, malgré les concordances d'origine et de position. La question exige, par suite, des considérations nouvelles.

Une première remarque en faveur de l'homologie tient à ceci : que la comparaison s'adresse, non pas tant au neuraxe lui-même et déjà conformé en un tube dorsal, qu'à son premier rudiment lorsqu'il consiste en un court enfoncement limité, au-dessus et en avant de la bouche primitive, par la lèvre postérieure surplombante de cet orifice. A cette phase primitive, le neuraxe n'est vraiment qu'un vestibule préoral, identique de tous points, et de toutes les façons, à celui de l'Actinotroque. Les connexions de contiguïté avec le cordocœle rappellent entièrement celles de son similaire des Actinotroques avec le diverticule ventral. Les deux homologies, la notocordale et la neuraxile, s'appuient ici et se font mutuellement valoir.

On pourrait, pourtant, objecter encore la relation particulière du neuraxe avec la région embryonnaire où il s'étend. La paroi nerveuse ne provient pas seulement de la lèvre surplombante et grandissante, mais aussi de la gouttière médullaire, directement creusée sur la face correspondante de l'embryon. Or, cette disposition des Cordés manque à l'Actinotroque. La région mise en cause porte bien, chez cette dernière, des cellules vibratiles, et parfois des éléments neuro-épithéliaux, mais non une gouttière franchement localisée. Une seconde remarque répond à cette objection.

L'Actinotroque est une larve du groupe de la Trochophore. Une nouvelle discussion détaillée sur ce sujet se rend inutile, en raison de l'accord presque général. Or, les Trochophores typiques possèdent, dans la région même dont il est question, une plaque médullaire, ébauche des futurs centres nerveux ventraux. Assez souvent cette plaque, étendue entre la bouche et l'anus, se creuse, et se convertit en une gouttière. Si l'on appliquait à l'Actinotroque, et ce n'est point trop demander puisqu'il s'agit d'organismes larvaires d'une même catégorie, cette dernière structure, on obtiendrait, de façon complète,

la conformation de l'embryon des Urocordés. L'homologie, en ce cas, devient entière, et jusqu'en ses moindres détails.

Dans la réalité, cette homologie ne s'arrête pas à l'Actinotroque. Elle englobe aussi le groupe entier des larves dérivées de la Trochophore, et appartenant à son cycle. La gouttière médullaire trochophorale est l'homologue de la gouttière médullaire cordale. Elle ne lui correspond que pour une partie, car les Cordés lui ajoutent, pour façonner leur centre nerveux spécial, le complément de la lèvre surplombante ; mais les zones directement issues de la paroi ectodermique normale s'équivalent avec rigueur. Il n'est de dissemblances entre elles que dans leur situation ultérieure ; des centres nerveux ainsi produits, les uns se rendent ventraux, et les autres dorsaux. Or, cette opposition résulte strictement des conditions selon lesquelles l'organisme entier s'établit par la suite ; elle ne dépend pas des appareils en eux-mêmes, selon leurs circonstances du début. C'est ainsi que l'on peut affirmer, comme je l'ai fait jadis (1900), en tenant compte de ces dispositions primitives : « L'EMBRYON DU VERTÉBRÉ ÉQUIVAUT A UNE TROCHOPHORE RENVERSÉE ».

VII. — La discussion précédente conduit à ce résultat que la notocorde des Cordés rencontre son homologue, ou du moins celui de la plus élémentaire de ses deux formes premières, dans le diverticule ventral de la larve Actinotroque des Phoronidiens, et sans doute dans la stomocorde des Enteropneustes. Convient-il désormais de sanctionner cette conclusion en lui accordant une place dans la systématique, et rangeant à côté des Cordés les Enteropneustes avec les Phoronidiens ? Plusieurs naturalistes de grand mérite, se basant sur les observations faites jusqu'à ces derniers temps, opinent en faveur de ce dernier avis. Je ne pense point qu'il soit logique de les imiter, car, à mon sens et selon les données que je fournis, ils exagèrent par trop l'importance des choses.

La stricte homologie entre les Phoronidiens, les Enterop-

neustes, et les Cordés véritables, ne s'adresse pas à l'économie complète, mais seulement à quelques dispositions de cette dernière. La plus frappante, et surtout invoquée, est celle de la notocorde ; or, elle ne va point à la notocorde établie, mais bien à sa forme primitive, où les caractères morphologiques essentiels de la notocorde n'existent pas encore. Chez les Phoronidiens, l'appareil équivalent disparaît, et manque à l'adulte. Il persiste dans le cas des Enteropneustes, et s'accompagne de circonstances où l'on retrouve encore une similitude avec les Cordés ; mais le plan général de l'économie s'oriente d'autre manière. Il est difficile, par suite, de ne tenir compte que des ressemblances, pour leur subordonner des différences parfois profondes.

Il est, au reste, délicat de décider catégoriquement si cette homologie exprime la nature essentielle des phénomènes, ou si elle n'aurait point une valeur plus secondaire. Dans des cas de cette sorte, il devient impossible de faire la part exacte. La concordance se doit relever, et prendre rang, comme il lui convient, dans la connaissance morphologique, pour apprécier ce qui se rapproche et ce qui s'écarte. Il faut, par contre, s'en abstraire dans la taxonomie, lorsqu'elle porte sur quelques parties plutôt que sur l'ensemble. Les Phoronidiens ont leur place précise à côté des Endoproctes et des Brachiopodes, non ailleurs. Les Enteropneustes composent à eux seuls un groupe particulier, aux affinités mitigées, et non pas ordonnées dans un seul sens. C. Dawydoff, par exemple, leur trouve (1907) sur certains points des ressemblances probables avec les Tuniciers, et sur d'autres avec les Annélides.

C'est un sentiment juste que celui qui a fait établir, parmi les animaux du monde actuel, des groupes de Cordés primitifs. Ce sentiment exprimait, en effet, les notions relatives à ces ressemblances que l'on rencontrait. Mais il se doit rendre désormais par d'autres moyens. La nature présente n'a point d'Archicordés, ni d'Hémicordés, ni de Procordés. Elle contient seulement des Cordés véritables, et, à côté d'eux, des êtres qui

possèdent, à divers degrés et de diverses façons, quelques vestiges des dispositions premières. Ceux-ci composent des groupes spéciaux et collatéraux, ou se rattachent plus complètement à d'autres groupes. Il y a, en somme, parallélisme entre eux tous, et une échelle d'équivalences, non point phylétisme en série, ni descendance.

VIII. — S'arrêtant aux faits et aux documents de l'ontogenèse, la conclusion est simple : la similitude probable des Cordés avec certains autres types d'animaux touche seulement à quelques-uns des phénomènes les plus précoces du développement embryonnaire, et ne va pas ailleurs. Partant, si l'on veut exprimer ce sentiment dans un langage phylogénétique, on aboutit à cette autre conclusion, que les relations généalogiques entre ces divers groupes d'êtres s'adressent, non pas à des ancêtres assez prochains et qui leur ressemblaient de près, mais à des ancêtres fort éloignés et simplifiés. Bien plus, ces ancêtres communs n'avaient encore aucune notocorde réelle. Ils en possédaient tout au plus l'extrême forme première, sous l'aspect d'un petit diverticule intestinal. Ils ne possédaient pas davantage de neuraxe, et montraient en sa place son premier rudiment, sous l'allure d'un vestibule prébuccal. Leur organisation générale devait être, par suite, des plus élémentaires, et ne s'élevait guère plus haut que celle des embryons actuels, pris à la phase correspondante.

Les affinités naturelles, et les relations phylétiques qu'elles représentent aujourd'hui, ne doivent donc pas se chercher, ici comme ailleurs, dans le détail entier des structures complexes, achevées et spécialisées, qui s'offrent à nous, mais dans la généralité des conditions initiales et les plus répandues. Les brèves remarques, par lesquelles Y. Delage et Hérouard (1898) terminent leur volume consacré aux Procordés, étaient et resteront d'une saisissante justesse : « ... C'est une occupation, écrivent-ils, qui peut avoir un certain charme que de chercher à conduire une forme jusqu'à son ancêtre primitif

supposé, en le maniant comme une cire malléable pour lui donner successivement la figure de tous les ancêtres intermédiaires qu'on lui suppose : on déplace les organes, on les fait chevaucher les uns sur les autres, on atrophie ceux qui gênent, on développe les rudiments de ceux dont on a besoin, et finalement on reconstitue une évolution complète où pas un détail ne manque. Encore une fois, c'est un passe-temps agréable et permis. Mais ce qui paraît invraisemblable, c'est qu'après avoir imaginé tout cela, on puisse croire un instant que l'on a rencontré la vérité ! »

La plus plausible, parmi les opinions émises sur la généalogie des Cordés, serait celle de Brooks ; les ancêtres de ces animaux auraient des larves pour équivalents actuels, et non pas des êtres fort différenciés déjà —L'auteur manque ensuite, selon moi, à la règle qu'il propose, en choisissant les Appendiculaires pour représentants de la souche commune des Tuniciers et des Vertébrés ; les Appendiculaires en effet, et on l'a vu plus haut, sont de francs Urocordés, bien affirmés en leur sens, ne pouvant posséder valeur ancestrale, s'ils en ont une, qu'à l'égard des animaux de leur groupe, c'est-à-dire des Tuniciers eux-mêmes. — Mais cette règle, dans sa généralité doctrinale, sinon dans cette application, n'a rien qui doive s'y réserver ; elle est des plus équitables, des plus conformes à la tradition embryologique et aux faits. Ceux-ci le démontrent en somme. Dans la mesure où il est permis de pressentir la phylogénèse par le moyen de l'ontogénèse actuelle, les ancêtres communs des Urocordés et des Céphalocordés tenaient une organisation inférieure à celle des Appendiculaires ; bien plus, ils manquaient de notocorde véritable, n'ayant d'elle que la plus élémentaire des formes premières. A plus forte raison, les ancêtres communs des Cordés et des animaux qui leur semblent liés par d'étroites affinités naturelles tenaient-ils des dispositions organiques plus simples encore, ne possédant vraiment que le précurseur de l'appareil notocordal, le court diverticule glandulaire de la région initiale du tube digestif.

Un tel état, à en juger d'après les faits actuels, accompagne, lorsqu'il commence à se montrer, une structure des plus élémentaires. Il persiste parfois sans trop changer, et s'associe à une texture anatomique plus complexe. Mais, dans cette recherche ayant pour objet une représentation généalogique, c'est le commencement qu'il faut voir, et ce début est des moins compliqués. Un organisme de dimensions restreintes, n'ayant pour appareils qu'un intestin muni de son diverticule, qu'un vestibule préoral et une plaque médullaire parfois incurvée en gouttière : voilà tout ce qu'il offre. On ne peut faire autrement que de se représenter ainsi, et non de façon différente, les êtres hypothétiques qui composèrent la souche d'où sont sortis les Cordés et les animaux affines.

Ces ancêtres n'existent plus dans la nature actuelle. Il n'est rien, en ce cas, qui se puisse comparer à ce que semblent montrer les Rotifères par rapport aux Mollusques et aux Annélides. Mais, si ces ancêtres font aujourd'hui défaut, leurs conditions principales reviennent dans l'ontogénèse présente de leurs descendants ; elles s'y retrouvent, et permettent de remonter jusqu'à eux, d'avoir la notion de leur ancienne existence. S'il n'est plus aujourd'hui ni Archicordés, ni Hémicordés, ni Procordés, en revanche il y eut autrefois des Eocordés, des précurseurs, dont l'organisme, encore élémentaire chez eux, a fourni, en se perfectionnant et se différenciant, les dispositions si diverses et si complexes de leurs rejetons.

La recherche d'une représentation phylogénétique acceptable conduit donc à un tel résultat : établir un groupe nouveau, celui des Eocordés, pour des animaux disparus, assez voisins de ceux dont la Trochophore offre à son tour le type primitif. Ces animaux furent les ancêtres des êtres munis d'une notocorde véritable, et de ceux qui possèdent seulement, soit à l'état permanent, soit pendant une brève période de leur vie, la plus simple des formes notocordales premières. J'ai proposé autrefois (1898) le nom de Cordozoon pour désigner cet être hypothétique, symbolisant un groupe éteint, dont toute connais-

sance directe nous échappe, et qu'on reconstitue d'après des matériaux embryologiques. Je reprends ce terme, en lui donnant la même acception, et complétant les données qui précè-

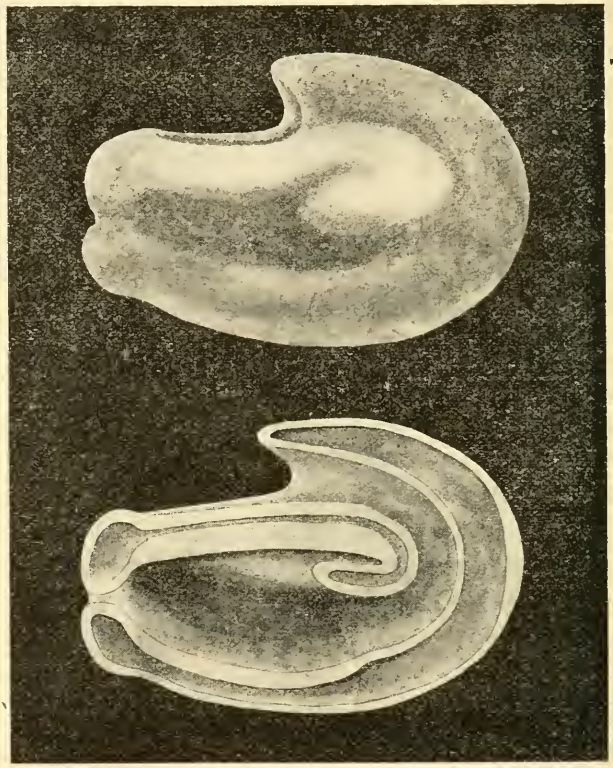


Fig. 9. Schèmes de la reconstitution hypothétique du Cordozoon ; les comparer, pour explication, à ceux de la figure 8, qu'ils synthétisent, et à ceux de la figure 10, qui représentent des coupes transversales. — Le dessin supérieur exprime le relief général ; en haut se trouvent la gouttière médullaire et l'orifice du vestibule prébuccal. — Le dessin inférieur exprime le creux d'une moitié, selon une section verticale et médio-longitudinale ; en haut, le vestibule prébuccal donne accès dans l'œsophage et dans l'enteron ; ce dernier, muni d'un diverticule cordocœlien et d'un cordolyphe, possède en outre un anus terminal.

dent. Le Cordozoon exprime le type fondamental auquel se peuvent ramener les Eocordés d'autrefois, sans doute variés et divers comme leurs descendants le furent par la suite.

Les diagrammes ci-joints figurent de quelle manière il con-

vient, à mon sens, de se représenter le Cordozoon. Ce dernier tenait par quelques traits de l'Actinotroque et de la Trochophore normale. Il avait un corps ovalaire, allongé, mobile et cilié, transparent comme le sont encore les larves et les plus simples des Cordés actuels. Son tube digestif possédait deux orifices : un anus, et une bouche percée au fond d'un spacieux vestibule recouvert par un lobe préoral surplombant. La face buccale de l'économie était creusée d'une gouttière ciliée, allant de la bouche à l'anus ; gouttière et vestibule pouvaient servir, grâce aux battements des cils, à diriger vers l'orifice buccal les courants d'eau et les menues substances capables de servir d'aliments. L'intestin portait, de suite après l'œsophage et non loin de la bouche, un diverticule glandulaire; peut-être avait-il aussi quelques diverticules latéraux groupés par paires symétrique, comme certains Platodes, rappelant à leur manière une antique structure, en ont encore aujourd'hui et pourraient servir aussi de précurseurs. Ces diverticules, destinés plus tard à devenir des pièces enterocœ-

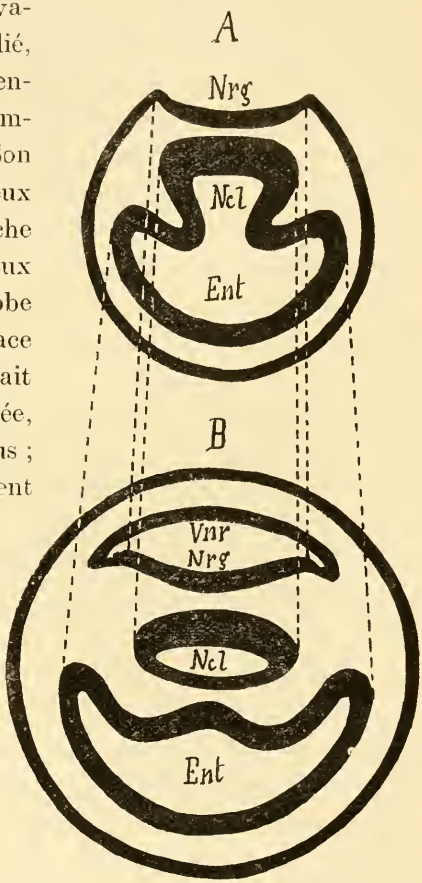


Fig. 10. Schèmes de la reconstitution hypothétique du Cordozoon, d'après des sections transversales destinées à compléter les dessins de la figure 9. — En *A*, section en avant de l'orifice du vestibule prébuccal et du diverticule cordocœlien; en *B*, section par ces organes. — *Nrg*, gouttière médullaire ; *Vnr*, vestibule prébuccal, ou neuraxile ; *Ent*, enteron, muni latéralement des premières indications des enterocœles ; *Ncl*, diverticule cordocœlien en B, et cordoglyphe en A.

liennes, n'avaient alors d'autre valeur que celle de cæcums intestinaux. Dans son principal ensemble, l'organisme du Cordozoon se bornait à de telles dispositions. — A ne pas aller plus loin, on reste dans les limites convenables, et connexes aux faits sensibles ; on obscurcirait et gâterait la notion, à vouloir préciser davantage, car on s'éloignerait par trop des indications obtenues selon les faits tombant sous le sens.

Depuis, et chez les descendants des Eocordés, la structure s'est compliquée, la complication majeure portant sur les diverticules digestifs. A cet égard, les documents de l'ontogénèse sont probants ; on suit, par leur moyen, la perfection grandissante et continue des appareils de provenance enterocœlienne. Il n'est quelque répugnance qu'à l'égard du neuraxe, où, malgré les avis favorables d'un assez grand nombre d'embryologistes, certains hésitent encore à le considérer comme ayant eu fonction première de conduit alimentaire. Je ne puis que reprendre à cet égard ce que j'écrivais, voici une dizaine d'années (1898, p. 1671), en montrant que c'était là le seul moyen de comprendre, selon son début, la disposition particulière du centre nerveux des Vertébrés :

« A en juger d'après les phases normales de l'embryogénie des plus simples des Vertébrés actuels, les premiers représentants de l'embranchement, disparus aujourd'hui, étaient des animaux au corps allongé, supérieur de peu à des gastrules ordinaires. Leur corps contenait un intestin spacieux et simple, flanqué sur ses deux côtés par les plaques latérales et par les deux rangées de myomères à peine différenciés dans le sens musculaire. Cet intestin ne communiquait avec le dehors que par l'entremise du neuraxe, comparable à un canal dorsal, ouvert à l'extérieur par son extrémité antérieure munie du neuropore, et mis en relations avec la cavité digestive par son bout postérieur. D'après le développement des Vertébrés actuels, le neuraxe correspond, en effet, pour sa majeure part, aux lèvres de l'enteropore, étendues vers l'avant de l'économie, de manière à couvrir la gouttière qui se creuse au fur et à

mesure de cette extension. Un fin réseau nerveux s'étalait sous l'ectoderme de ces êtres, et se rattachait à d'autres réseaux similaires, établis autour de la paroi intestinale et de celle des myomères. Ce lacis était semblable à celui qui occupe la même situation chez les animaux les moins élevés ; il se façonnait, sans doute, dès les premières phases de la délimitation des couches tissulaires primitives, grâce aux prolongements émis par les cellules les unes vers les autres, et étirés en longueur à la suite de l'amplification du corps. La portion de ce réseau, placée autour du canal dorsal, était probablement plus dense et plus forte que ses voisines ; de plus, elle se reliait, par le trajet le plus direct, à celle qui entourait la paroi des myomères. Ces deux suppositions s'affirment d'après la nature même et l'emploi des pièces mises en cause. Le canal était la seule voie suivie par les aliments pour arriver dans la cavité digestive, encore privée des orifices qui servent de bouche et d'anus aux Vertébrés actuels ; ainsi traversé sans cesse par un courant d'eau, car ces Vertébrés ancestraux devaient être aquatiques comme le sont les inférieurs d'aujourd'hui, sa paroi recevait, en plus grande abondance que les autres zones de l'économie, les impressions fournies par les milieux extérieurs ; elle se munissait, par conséquent, d'un lacis nerveux plus riche, et correspondait à un organe des sens primitif. De plus, comme les myomères devaient servir déjà à assurer les mouvements du corps, destinés à répondre aux impressions venues du dehors, et comme les sensations données par la paroi du conduit dorsal étaient les plus importantes, le réseau de cette dernière se raccordait, par le chemin le plus court possible, à celui des agents de la contractilité générale. De telles notions échappent entièrement à la constatation directe par nos sens ; mais elles s'adaptent le mieux aux faits acquis sur le développement. Pour leur donner une créance presque certaine, il suffirait de démontrer l'existence d'un réseau nerveux chez les embryons, pris au début de leur évolution larvaire, alors que les organes précités se trouvent encore à l'état d'ébauches. La présence de ce lacis

a été signalée chez un certain nombre de larves des autres animaux, notamment les Trochophores, les Nauplius, et tout porte à croire qu'il en est de même pour celle des Vertébrés ; du reste, plusieurs auteurs récents affirment avoir rencontré un tel réseau embryonnaire chez les embryons des Sélaciens (et des *Amphibiens*).

« Ceci étant, et en se représentant toujours l'évolution généalogique d'après le développement, la cavité digestive se munit par la suite, dans la succession des étapes du perfectionnement, d'une bouche et d'un anus ; le résultat en est que le canal dorsal cesse de servir à la préhension des aliments. Mais, déjà plus avancé que les autres régions du corps dans la voie de la différenciation nerveuse, il conserve cette avance, et garde également ses connexions directes avec les myomères qui se convertissent, de leur côté, en épaisses plaques musculaires. Il devient alors un centre nerveux véritable, désormais affirmé strictement dans son rôle ; les cellules de sa paroi, ou du moins la plupart d'entre elles, se changent en neurones dont les cylindre-axes se rendent aux muscles issus des plaques ; une division du travail se manifeste même parmi elles, les unes demeurant avec ces connexions pour se prêter à la projection motrice directe, les autres devenant des neurones d'association. Le réseau nerveux sous-ectodermique, rattaché au lacis du neuraxe, se perfectionne également ; mais, étant lui-même en rapport direct avec le dehors par l'ectoderme dont il dépend, plusieurs des cellules ectodermiques, agissant comme leurs similaires des animaux inférieurs, perdent leur situation superficielle, et se convertissent en neurones, dont certaines expansions vont vers le neuraxe, et dont les autres se terminent sur l'ectoderme même. Ces neurones, ainsi délimités sur place, ainsi intercalés entre la périphérie du corps et le centre nerveux, sont destinés à la projection sensitive directe ; ils transmettent les sensations, les impressions fournies par les milieux environnants, aux neurones de la projection motrice directe et de l'association situés dans le neuraxe même.

« L'organisation définitive des Vertébrés actuels s'affirme déjà : le centre nerveux est formé par l'assemblage des neurones moteurs et de ceux d'association, les neurones sensitifs de la projection directe se trouvant en dehors de lui. Il suffit d'un perfectionnement ultime, réalisé par l'augmentation numérique des fibres nerveuses, par leur groupement en nerfs, et par la genèse d'une gaîne à chacune d'elles, pour en arriver à la structure finale, toutes les connexions déjà acquises restant sans changer. Les fibres nerveuses se multiplient, pour satisfaire à l'accroissement du corps et à la complexité organique ; leur disposition en lacis se maintient pourtant dans leurs anastomoses nombreuses, et leurs liaisons en plexus. Toutes celles qui se rendent à une même région se rassemblent en faisceaux, qui se groupent, à leur tour, en nerfs ; les neurones de la projection sensitive directe suivant aussi cette impulsion, et se juxtaposent en pièces compactes, en ganglions sensitifs, indépendants du neuraxe et placés en dehors de lui. En dernier lieu, le tissu conjonctif environnant donne à chaque fibre plusieurs cellules qui se rangent autour d'elle, augmentent en nombre, et lui façonnent sa gaîne particulière.

« Par ces divers moyens, le système nerveux des Vertébrés arrive à sa constitution finale. Les nerfs ne sont pas produits par les centres, mais tous deux existent d'emblée côte à côte, et leur présence découle d'une complication progressive apportée à un réseau élémentaire, établi chez les premiers Vertébrés apparus sur le globe. — De telles notions ne peuvent être démontrées avec une certitude complète, puisqu'elles consistent en spéculations sur des êtres qui resteront toujours ignorés ; mais les particularités du développement embryonnaire, et celles de la structure définitive, autorisent à penser, dans la limite de nos moyens, qu'elles expriment des faits ayant existé ».

IX.— Ces diverses considérations se peuvent résumer de brève façon quant à leur plus important : les faits qu'elles expriment.

1° La forme embryonnaire première des notocordes est celle d'un organe creux. L'état de baguette pleine, de *Rhabdocorde*, équivaut à une forme dernière.

2° Il est deux types, dans la forme première : celui d'un diverticule entérique (*Cordocœle*), et celui d'une gouttière entérique (*Cordoglyphe*). Tous les deux suivent, dans leur développement, deux voies parallèles, pour aboutir à façonner deux appareils comparables, mais non entièrement homologues : l'*Urocorde*, chez les Tuniciers ; l'*Holocorde* chez les Acraniens et les Craniotes.

3° Des deux types de la forme première, le moins complexe, auquel le second peut se ramener, est celui du diverticule. Il possède, dans la nature actuelle, quelques similaires et homologues probables : le diverticule ventral de l'Actinotroque pour sa disposition la plus élémentaire, la stomocorde des Enteropneustes pour une disposition plus avancée.

4° Si ces homologies sont exactes, la nature actuelle montrerait donc trois degrés successifs dans la conformation des notocordes : d'abord celui d'un court diverticule entérique, servant d'annexe digestive (*Eocorde*, chez l'Actinotroque); ensuite d'une expansion creuse plus ample, privée de tout rôle digestif, et possédant déjà une fonction d'appareil de soutien (*Cœlocorde*, pour la stomocorde des Enteropneustes) ; enfin celui d'une baguette pleine, spécialisée dans son emploi d'appareil de soutien (*Rhabdocorde*, pour l'urocorde et l'holocorde).

5° Le premier degré ne présente aucune modification connexe dans l'orientation des centres nerveux principaux. Par contre, le deuxième, et surtout le troisième, offrent à cet égard une disposition particulière, car les centres se trouvent placés, auprès des pièces notocordales, dans la région dorsale de l'économie. Le terme de NOTONEURES peut servir à qualifier les groupes ainsi pourvus.

6° Les êtres actuels et réels, ou disparus et hypothétiques, qui appartiennent au premier degré, sont trop peu avancés dans la série notocordale et notoneurale pour figurer vraiment,

au sujet d'une classification, à côté de ceux du deuxième et du troisième degré. Par contre, ces derniers composent une série naturelle, où ceux du troisième degré, munis d'une rhabdocorde, représentent seuls les véritables Cordés (RHABDOCORDÉS). Les autres se doivent mettre à part, sur une ligne parallèle, car ils n'ont ni notocorde affirmée, ni organisation entièrement connexe (CŒLOCORDÉS).

7° Ces conclusions, quant aux affinités naturelles des conformations en cause, et des groupes d'animaux qui possèdent ces dernières, se peuvent exprimer par le tableau ci-joint, à double entrée :

			Type du *Cordocœle*	Type du *Cordoglyphe*
NOTONEURES	Rhabdocordés	HOLOCORDÉS	.....	CRANIOTES
			.....	ACRANIENS
		UROCORDÉS	TUNICIERS	
	Cœlocordés		ENTEROPNEUSTES	

INDEX BIBLIOGRAPHIQUE DES AUTEURS CITÉS

1884 86. BATESON. Quarterly Journal of Microscopical Science, vol. 24, 25 supplément, 26.

1893. BROOKS. *The Genus Salpa ;* Memoirs of Biological Laboratory of the John Hopkins University.

1886. BENEDEN (E. van) et JULIN. Archives de Biologie, vol. 6.

1896. CASTLE. Bulletin of Museum of Harvard Collège, vol. 27.

1904. CAULLERY et MESNIL. Zoologische Jahrbuch., Morphologische Abtheilung, vol. 20.

1905 06 CERFONTAINE. Archives de Biologie, vol. 22.

1905. CONKLIN. Science, N. S. vol. 21. — Journal of Academy N. Sc. Philadelphia, vol. 13.

1906. CONTE et VANEY. Revue suisse de Zoologie, vol. 14.

1902-04 DAMAS. Archives de Biologie, vol. 18 et 20.

1891. M. DAVIDOFF. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, vol. 9.

1907. C. Dawydoff. Zoologischer Anzeiger, vol. 31.
1898. Delage et Hérouard. Traité de Zoologie concrète, vol. 8, les Procordés. Paris.
1904. Fowler. Quarterly Journal of Microscopical Science, vol. 48.
1898. Gadow. A classification of Vertebrata recent and extinct; Londres.
1903. Goldschmidt. Biologisches Centralblatt, vol. 23.
1896. Hæckel. Systematische Phylogénie ; II, Wirbellosen Thiere. Berlin.
1904-05. Harmer. *The Pterobranchia;* Siboga Expeditie, Monogr. 26 *bis*. Leiden. — Cambridge Naturel History, vol. 7.
1905. Heinemann. Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, vol. 79.
1886-1904. Hedman. Proceedings of the Royal Society Edinburg, vol. 13 ; Cambridge Natural History, vol. 7.
1898. Hérouard. Voy. Delage.
1906. Hertwig (O.). Handbuch der Vergleichenden und experimentellen Entwicklungslehre der Wirbelthiere, vol. 1, première partie, chapitres 3 et 4 ; Iena.
1886-1904. Julin. Voy. Beneden (E. van). — Zeitschrift fut Wissenschaftliche Zoologie, vol. 76.
1904. Kemna. Bulletin des séances de la Société Royale Zoologique et Malacologique de Belgique pour l'année 1904.
1886. Kœhler. Internationale Monatschrift für Anatomie und Histologie, vol. 3. — Zoologischer Anzeiger, vol. 9.
1866-71. Kowalevsky. Mémoires de l'Académie des Sciences de Saint-Pétersbourg, VIIe série, vol. 10. — Archiv für microskopische Anatomie, vol. 7.
1872. Kupffer. Archiv für Mikroskopische Anatomie, vol. 8.
1891-93. Lwoff. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, vol. 9. — Biologisches Centralblatt, vol. 12.— Zeistchrift für Wissenschaftliche Zoologie, vol. 65.
1893. Mac Bride. Quarterly Journal of Microscopical Science, vol. 40.
1893-1902. Masterman. Quarterly Journal of Microscopical Science, vol. 40, 43, 45.
1904. Mesnil. Voy. Caullery.
1882. Metschnikoff. Zeitschrift fur Wissenschaftliche Zoologie, vol. 37.
1898. Perrier (E.). Comptes-Rendus de l'Académie des Sciences de Paris, vol. 126.
1898-1905. Pizon. Comptes-Rendus de l'Académie des sciences de Paris, vol. 126. — Archives de Zoologie Expérimentale, 4e série, vol. 4.
1875. Ray Lankester. Quarterly Journal of Microscopical Science, vol. 15
1898-1900. Roule. L'Anatomie comparée des animaux basée sur l'Embryologie, vol. 2, Paris. — Annales des sciences naturelles, Zoologie, série 8, vol. 11.
1895. Salensky. Mittheilungen aus der Zoologischen Station zu Neapel, vol. 11.

1905-06. Schepotieff. Bergens Museum Aarbog, vol. 8. — Zeitschrift für Wissenschaftliche Zoologie, vol. 84.

1893. Spengel. *Die Enteropneusten...* ; Fauna und Flora des Golfes von Neapel, 18 Monographie.

1881. Valle (Della). Rendiconti della Reale Academia dei Lincei, vol. 10.

1891-1906. Willey. Quarterly Journal of Microscopical science; plusieurs mémoires, et notamment ceux des vol. 32, 34, 35, 42, 50. — Amphioxus and the Ancestry of the Vertebrates, New-York et Londres, 1894.— Columbia University Biol. séries, vol. 2. — *Enteropneusta...* Zoological Results (Willey), 3e partie, Cambridge, 1899.

EXPLICATION DES PLANCHES

Les figures de la Planche XII représentent, sous un grossissement uniforme de $\frac{150}{1}$, les contours généraux et le relief des embryons d'*Ascidia mentula*. — Les figures des Planches XIII et XIV sont à demi-diagrammatiques, en ce sens qu'elles représentent des coupes optiques dont les contours principaux sont dessinés d'après des larves vivantes, et les détails d'après des larves de même ponte fixées à l'acide osmique faible et montées. Leur grossissement varie de $\frac{400}{1}$ à $\frac{500}{1}$. — Les figures de la Planche XV représentent, en les schématisant quelque peu, des coupes réelles, d'après une série fixée à la liqueur de Kleinenberg, et colorée au carmin aluné. Le grossissement des figures 28, 29, 30, est de $\frac{80}{1}$; celui des figures 31, 32, 33, est de $\frac{550}{1}$.

T : Tronc ; *Q :* Queue ; *Vr :* Vésicule vitelline ; *Nd :* Lame ptérygienne dorsale ; *Nv :* Lame médio-ventrale.

Ec, Ecd : Ectoderme en général ; *Ecp :* Ectoderme primordial (Protectoderme) ; *Ecr :* Ectoderme recouvrant.

Tu : Tunique ; *Pa :* Papilles adhésives.

Nr : Neuraxe ; *Vnz, Vnz¹, Vnz² :* Vésicules antérieures du neuraxe.

Ot : Organe sensitif (Otocyste).

En : Endoderme en général ; *Enp :* Endoderme primordial (Protentoderme, mésendoderme) *Enpv :* Endoderme périvitellin.

Ent : Enteron définitif (Vésicule branchio-intestinale); *In :* Intestin ; *Bod :* Bouche définitive ; *Cbp :* Conduit branchial primitif.

Me : Mésoderme en général ; *Mt, My :* Myotome ; *Mes :* Mésoderme mésenchymateux ; *Myt :* Myocyte ; *Pmyt :* Plaque musculaire ; *Mel :* Enterocœle.

Nc : Notocorde ; *Leinc :* Limitante interne de la notocorde ; *Ncl :* Cordocœle ; *Csn :* Cordon subnotocordal.

PLANCHE XII

Ontogénie d'*Ascidia mentula*

(Contours et relief). — Les éléments de l'enveloppe ovulaire ne sont pas représentés.

Fig. 1, 2, 3. Phases où se prépare et s'accomplit la première délimitation du tronc et de la queue.

Fig. 4, 5, 6. Phases où la queue précise ses contours, et s'allonge en s'effilant.

Fig. 7, 8, 9. Phases de l'achèvement de la larve urodèle.

Fig. 10. Larve au moment de son éclosion.

Fig. 11. Larve urodèle complète.

PLANCHE XIII

Ontogénie d'*Ascidia mentula* (Coupes)

FIG. 12. Coupe verticale et médio-longitudinale du tronc et la base de la queue chez une larve urodèle libre.

FIG. 13. Portion d'une coupe horizontale et médiane de la queue.

FIG. 14. Coupe transversale de la queue.

FIG. 15. Coupe verticale et medio-longitudinale du tronc et de la base de la queue chez une larve prête à éclore.

FIG. 16. Coupe transversale du tronc au niveau de l'otocyste.

FIG. 17. Coupe verticale et médio-longitudinale d'une larve un peu moins avancée que la précédente dans son développement.

FIG. 18. Coupe similaire d'un embryon encore plus jeune.

Les phases représentées dans cette planche correspondent respectivement à celles des figures 11, 8, 6, 5, de la planche I.

PLANCHE XIV

Ontogénie d'*Ascidia mentula* (Coupes)

FIG. 19. Coupe longitudinale presque médiane et verticale d'un embryon parvenu à la phase de la figure 4 dans la planche XII.

FIG. 20. Coupe longitudinale et horizontale d'un autre embryon à la même phase.

FIG. 21. Coupe transversale du tronc.

FIG. 22. Coupe transversale de l'ébauche caudale d'un autre embryon à la même phase.

FIG. 23. Coupe longitudinale presque médiane et verticale d'un embryon parvenu à la phase de la figure 3 dans la planche XII.

FIG. 24. Coupe longitudinale et horizontale d'un autre embryon à la même phase.

FIG. 25. Coupe longitudinale et horizontale d'un embryon parvenu à la phase de la figure 2 dans la planche XII.

FIG. 26. Coupe similaire d'un autre embryon à la même phase.

FIG. 27. Coupe similaire d'un autre embryon un peu moins avancé, et pris à la phase initiale de la genèse notocordale.

PLANCHE IV

Ontogénie de *Perca fluviatilis* (Coupes)

FIG. 28. Coupe transversale, passant par la vésicule vitelline, d'un embryon venant d'éclore.

FIG. 29. Coupe transversale, passant un peu en arrière de l'anus, chez un embryon du même âge.

FIG. 30. Coupe transversale, passant un peu en avant de l'anus, chez le même embryon.

FIG. 31. Coupe transversale, plus grossie, de la notocorde.

FIG. 32. Coupe transversale, au niveau des premiers myotomes du tronc, chez un embryon du 5e jour après la fécondation.

FIG. 33. Coupe transversale chez un embryon de la 20e à la 24e heure après la fécondation.

ADDENDUM

J'ai reçu trop tard pour le discuter comme il conviendrait le récent ouvrage de W. H. GASKELL (*The Origin of Vertebrates;* London, 1908). J'ai fait aux recherches antérieures de cet auteur, et surtout à la méthode qui les guide, une allusion suffisante quant à la portée et au sujet de mon mémoire (page 518). Du reste, une discussion de cette sorte doit s'adresser, pour être exacte, à la pensée entière, et à toutes les incidentes que l'auteur en obtient, non à une seule de ces dernières. Le principal, ici, est affaire de logique, non pas de technique.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
IVe Série, Tome X, p. 547-615.
28 Avril 1909

ÉTUDES CRITIQUES ET EXPÉRIMENTALES SUR LA MÉCANIQUE RESPIRATOIRE COMPARÉE DES REPTILES

II[1] LACERTIENS FISSILINGUES (Lézard ocellé)

PAR

CH.-E. FRANÇOIS-FRANCK

Professeur au Collège de France

TABLE ANALYTIQUE DES MATIÈRES

CONDITIONS GÉNÉRALES DES EXPÉRIENCES

§ 1. Les animaux observés 548
§ 2. Procédés généraux des examens 550

PREMIÈRE PARTIE : Mouvements et pressions respiratoires.

I. Anatomie de l'appareil respiratoire externe 550
§ 1. Appareil costo-sternal 550
§ 2. Appareil musculaire 553
II. Technique des explorations graphiques 554
§ 1. Documents historiques (travaux de Paul Bert, de Couvreur.) 554
III. Recherches personnelles 555
§ 1. Mouvements de la paroi costale comparés à droite et à gauche ; rythmes respiratoires 555
§ 2. Mouvements actifs de la paroi abdominale ; rapports avec mouvements costaux. 558
§ 3. Rapports des mouvements costo-abdominaux avec les variations de la pression dans les voies aériennes 560
§ 4. Mouvements du plancher buccal. Discussion du rôle du plancher dans la respiration 562
§ 5. Mouvements de la glotte. Discussion de leurs rapports avec les mouvements costo-abdominaux 568
§ 6. Variations respiratoires de la pression dans le poumon, la trachée et la cavité bucco-nasale. — Synthèse des rapports des actes mécaniques de la respiration. 570

(1) Le premier travail sur les Chéloniens a paru dans les ARCHIVES, IVe Série, Tome IX.

SECONDE PARTIE : Contractilité et innervation motrice du poumon du Lézard ocellé.

I. Anatomie du Poumon 575
§ 1. Disposition générale et rapports 575
§ 2. Structure. Discussion des descriptions classiques 577
II. Contractilité du Poumon. Généralités 582
§ 1. Sa démonstration par Paul Bert 582
§ 2. Technique des expériences. Résultat général 583
§ 3. Causes d'erreur dues à la diffusion des excitations 584
III. Contractilité pulmonaire provoquée par les excitations directes 586
§ 1. Réaction des fibres lisses du poumon à une excitation unique, très brève (décharge induite de rupture) 587
§ 2. Réaction totale ou localisée transversale 588
§ 3. Défaut presque complet de retrait longitudinal 588
§ 4. Expulsion d'air d'un poumon dans le poumon opposé 589
§ 5. Rapports du retard et de l'amplitude de la contraction avec la valeur de l'excitation 590
§ 6. Effet pulmonaire bilatéral d'excitation simultanée des deux poumons ; retard commun de la réaction 590
IV. Effets moteurs directs du pneumogastrique sur le poumon 591
§ 1. Excitation mécanique par ligature du nerf intact et de son segment périphérique 591
§ 2. Effets moteurs d'une excitation électrique unique, brève, et d'excitations en séric (secousse et tétanos) 594
§ 3. Rapport entre la durée des excitations, la durée des réactions et leur amplitude. 596
§ 4. Contractions rythmiques au cours des excitations continues; contraction secondaire 600
V. Action motrice croisée de chaque pneumogastrique sur les Poumons 601
§ 1. Démonstration générale de l'action motrice croisée 601
§ 2. Discussion d'un simple effet mécanique (refoulement de l'air) 603
§ 3. Le retard de la réaction est identique dans l'effet direct et dans l'effet croisé. 604
§ 4. La dégénération d'un nerf pneumogastrique ne supprime pas la réaction croisée dans le poumon correspondant 605
VI. Analyse de la courbe de contraction pulmonaire 606
§ 1. Evolution générale de la courbe de contraction produite par excitation directe ou par excitation neuro-motrice 607
§ 2. Retard du début de la réaction sur l'instant de l'excitation 608
VI. Effets aspiratifs péripulmonaires du retrait actif des poumons 610
§ 1. Rappel exercé sur le poumon au repos par le poumon qui se contracte 610
§ 2. Effets aspiratifs exercés sur les parois thoraco-abdominales 612
§ 3. Cas d'expansion du thorax avec contraction du poumon. Discussion 614

I. CONDITIONS GÉNÉRALES DES EXPÉRIENCES SUR LA MÉCANIQUE RESPIRATOIRE DU LÉZARD OCELLÉ

§ 1. Les animaux observés

Les Lézards ocellés sur lesquels ont porté mes expériences (12 sujets) sont arrivés de Villefranche en deux envois, aux

mois de juin et de juillet 1907, très vigoureux, ayant été tout récemment capturés : la figure 1 montre l'un de ces animaux fixé sur une planchette recouverte de velours vert foncé pour former un fond, et simplement maintenu par un cordon attaché à la patte postérieure droite. Cet instantané pris en pleine lumière au 1/200 de seconde, présente l'animal dans une attitude de défense qui sera utilisée plus tard à propos des rapports des mouvements de la glotte bien visibles dans la bouche entr'ouverte. L'animal mesurait 35 cm. du nez au bout de la queue ; c'est la taille moyenne des lézards sur lesquels j'ai opéré ; le plus petit avait 21 cm.

Fig. 1. Lézard ocellé. Type des animaux sur lesquels ont été exécutées mes expériences de 1907 (Instantané pris au soleil, juin 1907).

Tous ces sujets ont été conservés dans le Laboratoire, vivant en pleine lumière, mais pouvant se cacher sous une couche épaisse de mousse sèche que contenaient les caisses d'envoi et de ouate qui les préservait du froid ; ils ont refusé toute nourriture, mais ont été soumis aux expériences dans la quinzaine de leur arrivée, n'ayant eu le temps ni de s'affaiblir ni de maigrir : tous avaient encore leur réserve graisseuse abdominale.

Ces détails ont leur importance, le type respiratoire se modifiant suivant la saison, le degré de vigueur et la durée d'inanition de ces animaux, comme l'a indiqué M. Couvreur.

§ 2. Procédés généraux des examens (1)

A l'exemple de Paul Bert et de M. Couvreur, nous avons appliqué la méthode graphique à l'examen des mouvements respiratoires et des réactions du poumon chez le Lézard.

Les détails dans lesquels nous sommes entrés à propos des mêmes recherches sur la Tortue terrestre, dans le mémoire *in extenso* publié dans ce Recueil en septembre 1908, nous dispensent de développer ici la question de technique graphique. Nous nous bornerons à indiquer les particularités de nos examens en traitant de chaque série de mouvements.

PREMIÈRE PARTIE

MOUVEMENTS ET PRESSIONS RESPIRATOIRES

CHAPITRE PREMIER

Anatomie de l'appareil respiratoire externe (2).

Les préparations que nous avons faites nous-mêmes des muscles et du squelette du Lézard ocellé n'ont fait que préciser pour nous la description détaillée que donnent Carl Vogt et Yung du Lacerta viridis : nous ne saurions mieux faire que de résumer ici ce qu'en disent ces auteurs dont nous reproduisons, schématisées, quelques figures.

§ 1. Appareil costo-sternal.

1° *Côtes.*

Les cinq vertèbres *cervicales* postérieures portent des côtes (fig. 269-268 de C. V. et Y.). La 3e côte cervicale, la plus grande,

(1) J'ai été assidûment assisté dans ces expériences, comme dans mes Recherches sur la Respiration des Chéloniens, par MM. Nepper et Terroine ; Mlles Cernovodeanu et Chevroton m'ont prêté leur concours pour la préparation histologique et les reproductions photo et microphotographiques. Je remercie ces collaborateurs de leur précieuse assistance.

J'adresse également mes remerciements à mon ami Antonin Bordes auquel je dois les envois des beaux spécimens sur lesquels nous avons opéré.

(2) Voy. 2e partie, chap. I, pour l'anatomie du poumon.

est « composée de deux pièces et attachée entièrement à la face interne de l'omoplate ». Elle porte, comme les deux premières, des expansions cartilagineuses. La 4e et la 5e ont la forme ordinaire en bâtonnets courbés ; *elles sont attachées au sternum par des cordons tendineux.*

« Par l'arrangement des côtes, disent Carl Vogt et Yung [p. 656], on peut distinguer trois sortes de vertèbres dorsales : des vertèbres *sternales*, au nombre de *cinq*, portant de *vraies côtes* (c. s.) attachées au sternum ; huit vertèbres dorsales à *fausses côtes* recourbées en avant (c. f.) vers la ligne ventrale, et huit vertèbres lombaires (L. 268) portant des côtes de plus en plus petites et protégeant seulement la face dorsale de l'abdomen. Ces dernières côtes (c) sont faites d'une seule pièce courbe avec un petit cartilage au bout,

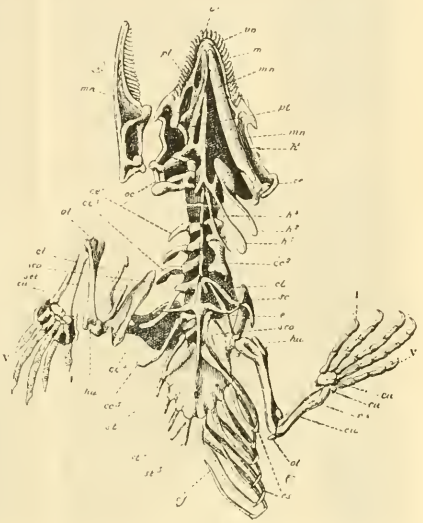


Fig. 268.
Fig. 2. Appareil costal antérieur du Lacerta viridis. (D'après Carl Vogt et Th. Yung.)

tandis que les huit côtes précédentes et les cinq côtes sternales sont composées de trois pièces : d'une partie dorsale dirigée en arrière, d'une partie abdominale dirigée en avant et d'une petite pièce intermédiaire dans l'angle de réunion. Les côtes sternales deviennent cartilagineuses et s'élargissent au bout ventral ; trois paires se soudent immédiatement à des mamelons saillants du sternum, les deux dernières se réunissent à une tige commune étendue près de la ligne médiane.

Donc 21 vertèbres dorsales toutes pourvues de côtes, dont les dernières sont très courtes et emprisonnées entre la colonne vertébrale et le bassin.

2° *Sternum* (C. V. et Y.)

Large bouclier médian très mince, à face bombée externe ou inférieure, concave du côté des viscères. Le sternum a la figure d'un écusson héraldique rhomboïdal. Les deux côtés latéraux présentent une rigole ouverte, dans laquelle est fixée en glissoir la partie sternale de la ceinture thoracique ; les deux côtés pos-

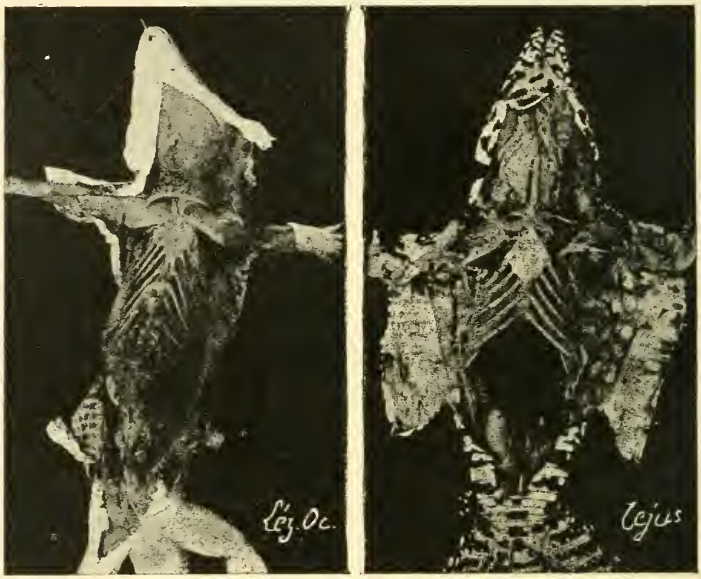


Fig. 3. Appareil costo-sternal du Lacerta viridis.

térieurs sont découpés en *quatre mamelons chacun, qui portent les cartilages de réunion des vraies côtes.*

Sur la ligne médiane en arrière se remarque un *défaut de continuité* fermé par une membrane tendineuse.

3° *Appareil scapulaire.*

« Par la réunion de ces pièces, est établi un échafaudage très-solide et en même temps très-mobile qui rappelle, par sa construction, la ceinture thoracique des oiseaux et se rattache d'un autre côté à celle décrite chez les amphibiens. »

§ 2. Appareil musculaire en rapport avec la respiration (résumé de la description de Carl Vogt et Th. Yung.)

a). Le *muscle cutané* s'étend de la gorge au bassin, enveloppant le corps, s'attachant sur la ligne médiane du dos par une aponévrose aux pointes des neurapophyses ; ce fourreau est plus musculaire sur les flancs et surtout sur la face ventrale ;

Ses fibres s'attachent partout à la peau, très marquées dans le collier, horizontales au niveau du pli latéral, en forme de pelote à l'extrémité antérieure latérale du bassin ; elles s'insèrent sur le milieu du ventre aux larges plaques médianes.

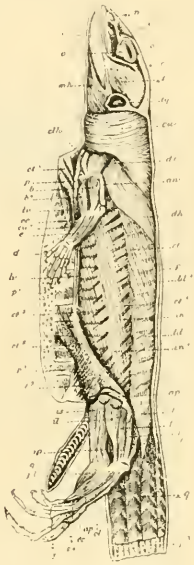


Fig. 4. Appareil musculaire du Lacerta viridis agissant dans la respiration.

b) Au-dessous de cette mince couche fibro-musculaire apparaissent les *muscles du tronc*.

Au niveau du cou et de la partie antérieure du thorax, le muscle *cucullaire* s'étend de l'occiput et des neurapophyses du 1/3 antérieur du dos, aux bords antérieurs et médians des os de la ceinture scapulaire : il se divise en deux portions, le m. cucculaire proprement dit, en avant, et le dorso-huméral ou large dorsal ;

Le long du dos, naissant par nombreux petits faisceaux des neurapophyses, la grande masse musculaire du long dorsal représentant la série des muscles complexus, splénius, cervical ascendant, etc.

Les côtes sont réunies entre elles, *à l'extérieur* par les muscles intercostaux qui se continuent vers le ventre ;

A l'intérieur, à la face interne leur correspondent les *rétracteurs des côtes* dont les faisceaux attachés aux côtes cervicales ont été distingués sous les noms de muscles *longs du cou* et de *scalènes ;*

Un long muscle grêle, le *long ventral*, court sur la ligne médiane du ventre, du sternum au bassin.

CHAPITRE II

Technique des explorations graphiques. Résultats principaux.

Un Lézard normal, libre de toute entrave, ne se sentant pas observé, a cependant une attitude inquiète, toujours prêt à la fuite ; il exécute des mouvements respiratoires brusques et saccadés avec pauses plus ou moins prolongées, le flanc restant alors affaissé. L'œil ne peut saisir nettement la succession de ces actes respiratoires inégaux, irréguliers, sans rythme déterminé, se répétant parfois en séries que séparent d'assez longs intervalles, parfois au contraire isolés ou redoublés, bref inanalysables à la vue.

Nous avons fait quelques essais cinématographiques en déposant l'animal sur un fond sombre et en armant les flancs de quelques points brillants, l'appareil étant orienté verticalement pour des prises de vue de haut en bas ; mais nous nous sommes bientôt assurés que l'exploration graphique rendrait, dans ce cas, de plus grands services que l'étude cinématographique beaucoup plus coûteuse et compliquée.

C'est donc uniquement à la méthode graphique que nous avons eu recours.

§ 1. Documents historiques

Paul Bert (1870) [qui, comme nous l'avons vu, a introduit l'exploration graphique dans toutes les études de physiologie comparée de la mécanique respiratoire], a soumis le Lézard ocellé (un exemplaire qui lui fut donné par Duvernoy), à l'examen, non des mouvements respiratoires, mais des variations de la pression de l'air qui en sont la conséquence : à cet effet il a coiffé la tête de son sujet avec une petite muselière de bois et caoutchouc dans laquelle s'effectuait le courant d'air laryngo-nasal et qui communiquait avec un tambour à levier enregistreur. Il interprète de la façon suivante les courbes de variations de pression qu'il a ainsi recueillies et que je reproduis ci-dessous. Le tracé, dit-il, « a les plus grandes analogies avec celui des Tortues, c'est-à-dire que l'animal reste gonflé pendant un certain temps, en état de demi-expiration, et sort de ce repos pour exécuter des mouvements qui se traduisent par des tracés en forme d'*S*.

« L'expiration, en d'autres termes, est toujours scindée en deux temps.

« Vous voyez par les deux tracés que je vous présente (fig. 562 de Paul Bert), que la durée de cette pause expiratoire peut beaucoup varier, et que l'amplitude des mouvements augmente quand leur nombre diminue ; il est probable que le débit respiratoire conserve ainsi à peu près la même valeur ».

Beaucoup plus près de nous, M. Couvreur, (je ne sache pas que dans l'intervalle d'autres études graphiques aient été exécutées), a repris et développé à un point de vue spécial les expériences de P. Bert. Il a comparé la forme respiratoire dans le cas où l'animal respirait par le larynx (muselière nasale) ou bien par la trachée (pression trachéale), constatant ici une différence avec le type respiratoire que présente la Tortue dans ces deux conditions, la pause inter-expiratoire s'observant chez le Lézard dans les deux cas, alors qu'elle ne se produit chez la Tortue que si la glotte intervient par sa clôture à ce moment (1) ; l'auteur a en outre insisté sur les va-

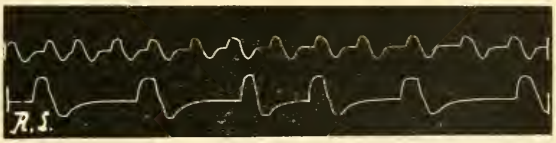


Fig. 5. Courbes respiratoires de la pression bucco-nasale d'un Lézard ocellé obtenues par Paul Bert (1870) avec la muselière (respiration en ∝).

riations de la forme de la respiration suivant que le Lézard est actif ou engourdi et conclut en ces termes au sujet de l'animal normal :

« Le poumon, aussitôt après l'inspiration, revient passivement sur lui-même par son élasticité propre, ce qui produit un commencement d'expiration ; celle-ci s'achève ensuite par la contraction active des muscles de l'abdomen. »

CHAPITRE III

Recherches personnelles.

A notre tour, dans le courant de l'année 1907, nous avons abordé la question en associant de façons variées les explorations des mouvements extérieurs et celles des variations de la pression nasale, trachéale, bronchique, pulmonaire et viscérale.

§ 1. Mouvements de la paroi costale

Sur l'animal normal maintenu soit dans la position ventrale, soit dans la position dorsale suivant le but de l'examen et fixé avec de simples liens qui entourent les quatre membres, on

(1) Voy. la discussion détaillée du rôle du Larynx chez la Tortue dans notre étude précédente, 1re partie.

met en rapport avec la partie la plus mobile de chaque moitié du thorax une petite palette qui suit les déplacements de la paroi, sans exercer de pression autre que celle qui assure la continuité des contacts ; ces palpeurs agissent sur le bras de levier très court d'un tambour à air à large membrane, peu résistant, communiquant avec un second tambour inscripteur de capacité et de sensibilité appropriées : on recueille ainsi des courbes qui expriment, par leur ascension, les dilatations et par leur descente, les retraits du thorax (indications volumétriques).

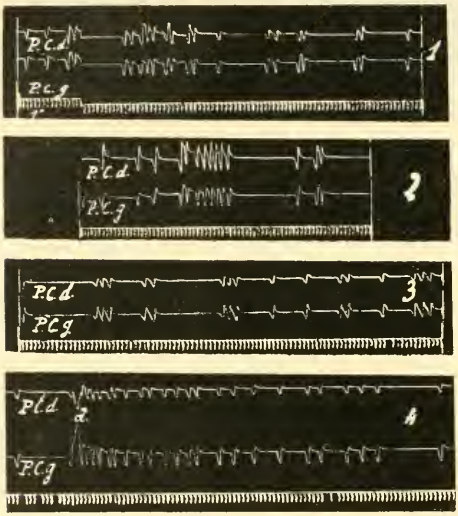


Fig. 6. Tableau montrant les mouvements respiratoires parallèles et synchromes des deux moitiés du thorax explorées avec des palpeurs perpendiculaires au plan costal. La plupart des types réguliers, arythmiques, par groupes d'un nombre variable de mouvements ont été réunis dans ce tableau fourni par un Lézard non anesthésié. (*P. C.d.*, paroi costale droite ; *P. C. g.*, paroi costale gauche).

En superposant les tracés des déplacements transversaux de chaque moitié du thorax, on établit, en même temps que la fréquence, le rythme, l'amplitude des mouvements respiratoires, la simultanéité et le parallélisme de ces mouvements dans chaque moitié de la poitrine.

Un tableau comme celui de la figure 6 montre d'un coup d'œil, en simplifiant les descriptions, les principaux détails du fonctionnement de l'appareil moteur respiratoire ; le parallélisme des mouvements costaux est rigoureux, sauf dans le cas (dont la figure 6 donne un exemple en *a*, tracé 4) où l'animal exécute un mouvement de flexion latérale du tronc. Toutes les formes de rythme sont ici représentées : les mouvements res-

piratoires isolés, par groupes de deux, successifs, par séries ; les périodes de régularité relative avec groupes de fréquence variable, avec respirations fréquentes et revenant à peu près aux mêmes intervalles, toutes ces variétés qui caractérisent la respiration d'un animal aussi sensible que le Lézard se retrouvent dans un tableau de ce genre.

On a dû réduire les courbes pour obtenir une figure d'ensemble comme celle-ci, mais la forme de chaque déplacement de la paroi costale est cependant facilement reconnaissable ; nous en retrouverons bientôt des spécimens plus détaillés, mais dès maintenant nous pouvons constater le retrait brusque de la paroi à chaque 1/2 expiration, suivi, sans pause intermédiaire, de l'expansion inspiratrice non moins brusque ; à celle-ci fait suite un demi-retrait thoracique (seconde 1/2 expiration) avec la pause inter-expiratrice ordinaire, plus ou moins prolongée.

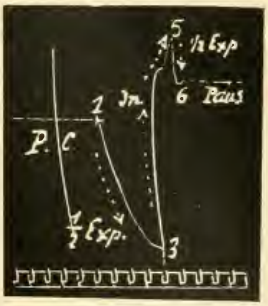


FIG. 7. Courbe agrandie d'un mouvement respiratoire costal complet : de 1 à 3, expiration ; de 3 à 4 inspiration avec renforcement terminal *A* ; de 4 à 5, courte expiration de 5 à 6 ; pause.

Cette forme de mouvement commande à elle seule, comme on le verra, à la forme des variations de la pression dans les cavités respiratoires, sans qu'on ait ici à hésiter sur l'intervention de la glotte comme chez la tortue.

En détaillant davantage l'un de ces mouvements des parois thoraciques pour en étudier les phases, on obtient une courbe qui se ramène au type ci-dessus (fig. 7), amplification de l'une des nombreuses révolutions respiratoires de la figure 6, et dont nous aurons bientôt à déterminer les rapports avec les autres actes respiratoires. On y voit dès maintenant de 1 à 3 un retrait profond de la paroi qui constitue l'acte expiratoire thoracique ; puis de 3 à 5 l'expansion inspiratrice avec renforcement terminal auquel fait suite un second retrait expiratoire

beaucoup moins profond que le premier. Puis se produit la pause qui aboutira au retour de l'acte expiratoire thoracique (1 à 3) de la révolution suivante.

La valeur relative de chacune des phases successives dont se compose le mouvement costal complet pendant une révolution respiratoire n'est pas toujours la même ; il est fréquent, par exemple, d'observer une moindre importance du retrait initial expiratoire (1,3) et au contraire une étendue plus grande de l'expansion inspiratrice (3,5). C'est ce que nous verrons dans la figure 8 qui contient un autre détail important, l'indication de la participation active de la paroi abdominale à l'expiration énergique du Lézard.

§ 2. Mouvements actifs de la paroi abdominale.

Le muscle *cutané* que nous avons vu (fig. 4) se renforcer si notablement sur les flancs et surtout sur la face ventrale où il se fixe aux plaques médianes, s'associe au muscle *long ventral* s'étendant du sternum au bassin, pour constituer une coque musculaire abdominale qui joue un rôle actif dans l'expiration.

On explore, non plus les manifestations extérieures, mais, pour plus de précision, les effets intra-abdominaux de la contraction de ces plans musculaires, avec une petite ampoule de caoutchouc soufflé très souple, introduite par une boutonnière médiane de l'abdomen; sur le tube métallique qui communique avec la cavité de l'ampoule intra-abdominale, les lèvres de la boutonnière sont étroitement appliquées pour que la totalité de l'action abdominale se fasse sentir sur la paroi de l'ampoule, et celle-ci, soumise à une légère insufflation qui empêche l'accolement de ses parois, est mise en rapport avec un tambour à levier inscripteur de faible capacité.

La moindre contraction de l'abdomen se traduit ainsi à l'appareil enregistreur qui reçoit, d'autre part les courbes

des déplacements expiratoire et inspiratoire de la paroi costale : on peut ainsi, non seulement établir le fait de l'intervention active de l'abdomen, mais aussi préciser l'instant auquel se produit cette intervention par rapport aux mouvements costaux.

Les courbes superposées de la figure 8 établissent ce premier point que la brusque contraction des parois abdominales *coïncide* avec le retrait initial expiratoire du plan costal (1 à 3) : la brusque secousse *e* abdominale (P. Abd.) s'inscrivant, en effet, en courbe positive d'une assez grande importance, est rigoureusement synchrone avec la dépression *e* des deux tracés des déplacements transversaux de la paroi costale (P. *c. d.* et P. *c. g*).

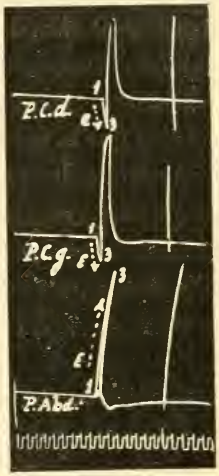


FIG. 8. Courbes simultanément inscrites des mouvements de la paroi costale droite et gauche (*P. C. d.* et *P. C. g.*) et des mouvements de la paroi abdominale inférieure (*P. Abd.*).

La brusque contraction de la paroi abdominale *E* coïncide avec le brusque retrait *E*, *E'* de la paroi costale droite et gauche.

Mais n'y a-t-il là qu'un simple synchronisme de mouvements dans la paroi abdominale et dans la paroi costale ? D'après la disposition des plans musculaires que nous avons rappelée tout à l'heure, il est au moins vraisemblable que la coque contractile qui enveloppe la paroi costale et circonscrit la cavité abdominale (le muscle cutané) et que la bande musculaire sternopelvienne (muscle long ventral), en se contractant brusquement produisent à la fois la rétraction *sterno-costale* expiratrice et l'augmentation de pression intra-abdominale. Il n'y a pas, du reste, d'autres agents musculaires communs aux parois des deux cavités qui soient disposés de façon à produire cette association de mouvements. Les muscles rétracteurs des côtes cervicales (longs du cou et scalènes) ne peuvent agir directement que sur la partie antérieure du thorax et le retrait costal inscrit ici est recueilli au niveau de la partie dorso-sternale des côtes.

Il semble donc que la rigoureuse association de la rétraction costale et abdominale résulte de l'effet produit simultanément par la contraction de ces plans musculaires sur le thorax et sur l'abdomen. Ce n'est certainement pas un simple effet de l'élasticité des parois thoraciques à ce moment en état de pause demi-expiratrice, qui provoque le brusque retrait *E E*; il y a là une manifestation musculaire active évidente et nous n'en trouvons la raison que dans la contraction brusque du plan musculaire costo-abdominal.

D'autres documents, du reste, viennent confirmer cette opinion que la part active dans l'expiration revient aux muscles costo-abdominaux : la confirmation de l'interprétation que nous proposons ressort, pensons-nous, de l'examen des rapports de ces mouvements avec les variations respiratoires de la pression intra-pulmonaire.

§. 3. Rapports des mouvements costo-abdominaux avec les variations de la pression dans les voies aériennes

Sans empiéter sur l'étude spéciale que nous devons présenter des effets mécaniques des mouvements respiratoires sur la pression de l'air dans l'appareil, nous pouvons introduire dans notre démonstration un élément nouveau, celui des rapports de la pression intra-pulmonaire avec les mouvements costo-abdominaux que nous venons d'examiner.

En associant aux explorations graphiques de ces mouvements celle des variations de l'air dans le poumon, nous trouvons dans le cas fréquent d'une double secousse abdominale, la démonstration de l'effet rétracteur costal de cette contraction des parois de l'abdomen, en même temps que la traduction mécanique du retrait actif des parois dans la brusque augmentation de la pression de l'air à l'intérieur du poumon. Il arrive souvent, en effet, que la demi-expiration qui fait suite à l'inspiration et qui précède la pause inter-expiratrice se renforce brusquement

et dépasse de ce chef le niveau auquel la conduirait le simple retrait de la paroi thoracique : c'est précisément à ce moment qu'intervient une secousse abdominale supplémentaire qui se manifeste, non seulement par cet effet de renforcement dans la pression de l'air expiré, mais aussi par un retrait également supplémentaire du plan costal. La figure 9 nous fournit un exemple très décisif de cette intervention additionnelle de la contraction abdominale et de ses effets costaux et pulmonaires. On y voit, en outre des faits étudiés plus haut (et qui se retrouvent ici, ce fragment de tracé étant emprunté à la même expérience) que la pression intra-abdominale (*Ab.*) subit un renforcement *b* qui survient alors que la paroi thoraco-abdominale s'affaissait élastiquement, après l'inspiration, pour produire l'effet expirateur simple qui est la règle dans le type respiratoire ordinaire. Or, ce renforcement *b* de la pression abdominale, déterminé lui-même par la contraction des parois, s'accompagne d'un rappel énergique (b) de la paroi costale droite et gauche (*P. c. d. P. c. g.*) et les deux actes moteurs d'une expulsion supplémentaire (b) de l'air en voie d'expiration.

Fig. 9. Mêmes explorations des mouvements respiratoires des parois costales droite (*P. C. d.*) et gauche (*P. C. g.*) et de la paroi abdomina le (*Ab.*) associées à l'inscription des variations respiratoires de la pression dans le poumon (*Pp.*), dans un cas de mouvements respiratoires redoublés.

La première secousse de la paroi abdominale (*a*) retentit sur les parois costales (*a*) et sur la pression pulmonaire (*a*).

La seconde secousse abdominale (*b*) produit le même effet de rétraction des parois costales et renforce brusquement l'expiration.

Ici, dès lors, pas de doute que le phénomène moteur abdominal commande à toute la série, et comme cet acte musculaire est identique au premier (a) nous pouvons interpréter de la même façon dans les deux cas les effets thoraciques qui lui sont évidemment subordonnés dans le second.

§ 4. Mouvements du plancher buccal

Comme chez la Tortue, il semble évident à première vue que les gonflements et les affaissements rythmiques de la région hyoïdienne chez le Lézard, affectent d'étroites relations avec la mécanique respiratoire. On ne peut dire sans autre examen s'il y a synchronisme ou succession de ces mouvements par rapport à ceux qui viennent d'être examinés dans le thorax et dans l'abdomen ; à plus forte raison ne peut-on pas affirmer ou nier une intervention des mouvements du plancher dans la mécanique respiratoire, si l'on se contente de l'examen de visu.

Celui-ci, toujours suspect, l'est particulièrement dans un cas de ce genre et l'on a vu, à propos de la Tortue terrestre, l'erreur propagée par Cuvier, H. Milne Edwards de la déglutition de l'air chez la Tortue, erreur facilement corrigée par des expériences de contrôle, notamment par l'inscription simultanée des déplacements du plancher buccal et des variations de la pression de l'air dans les voies respiratoires.

C'est de cette même méthode qu'on doit faire usage ici, en adjoignant aux courbes du plancher buccal et de la pression de l'air celles des mouvements respiratoires thoraco-abdominaux. L'inscription des déplacements du plancher, si elle était pratiquée isolément, ne ferait que préciser ce que la vue permet de constater, et ne renseignerait en rien sur les rapports importants qu'il s'agit de déterminer.

Avant de discuter la signification des résultats de ces examens combinés, donnons-en tout d'abord un type graphique obtenu en appliquant sur la région la plus mobile du plancher une petite palette exploratrice disposée comme celle qui sert à l'étude des mouvements de la paroi costale.

L'animal étant maintenu en position dorsale, la tête est immobilisée au moyen d'une très petite muselière qui coiffe seulement sa partie antérieure sans empiéter notablement sur

la région sous-maxillaire et sans gêner en rien les déplacements du plancher buccal ; la muselière fournit les courbes de la pression de l'air dans la cavité bucco-nasale en même temps qu'un palpeur costal donne l'inscription des déplacements transversaux de la paroi thoracique.

Ceux-ci nous étant connus, il sera facile de déterminer les rapports cherchés entre les mouvements du plancher ou ceux des côtes, de même que nous pourrons rapprocher ces deux séries des variations de la pression bucco-nasale.

En outre de l'intérêt spécial que présente cette analyse dans le cas du Lézard, elle mérite d'attirer l'attention au point de vue de la comparaison que nous avons en vue celle des actes respiratoires chez des animaux différents.

Dans la figure 10 se trouvent réunis les principaux éléments de la solution cherchée.

Voyons d'abord les déplacements du plancher en eux-mêmes (*Pl. B*) : de 1 à 3 soulèvement (gonflement) qui s'accomplit en deux phases séparées par le plateau à peine incliné 2 ; puis, de 3 à 5, affaissement rapide d'abord, subissant un temps d'arrêt relatif et reprenant sa course descendante (5).

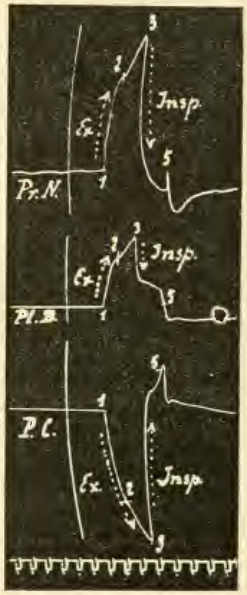


FIG. 10. Inscription simultanée des variations respiratoires de la pression bucco-nasale (*Pr. N.*), des mouvements du plancher buccal (*Pl. B.*) et des mouvements de la paroi costale (*P. c.*) (*Analyse dans le texte*).

Par conséquent, le plancher buccal se soulève et se rétracte en deux temps :

1° Les deux temps de la période de soulèvement ne se retrouvent pas dans la phase de retrait de la paroi costale que nous savons correspondre à l'expiration initiale : le temps d'arrêt (2) y fait défaut ; par conséquent si le retrait costal peut commander

au soulèvement du plancher par le refoulement de l'air qu'il produit de 1 à 2, ce n'est certainement pas lui qui préside au temps d'arrêt 2 et au renforcement 2 à 3 qu'on observe dans la tension du plancher buccal ; par suite, également, il faut trouver à ce renforcement une autre raison qu'un point de départ thoracique.

La courbe d'augmentation expiratoire de la pression nasale (*Pr. N.*) est calquée sur la courbe en deux temps de tension croissante du plancher ; elle n'est pas non plus subordonnée au retrait thoracique qui s'exécute en un seul temps : il y a donc lieu de croire que les accidents de cette courbe ont la même signification que ceux de la courbe de tension croissante du plancher buccal, et, selon toute probabilité, c'est à une brusque tension finale du plancher entre 2 et 3 qu'est dû à la fois le soulèvement terminal de la courbe parallèle du plancher et de la pression bucco-nasale.

2° Mais si la courbe d'augmentation en deux temps de la pression nasale est en quelque sorte calquée sur la courbe de soulèvement du plancher, il n'en est pas de même pour la courbe d'abaissement de cette pression qui correspond à l'inspiration (fig. 11) : elle descend d'un seul trait, rapidement à partir de son sommet 3 et, dans cette chute, elle épouse la courbe de dilatation inspiratrice du thorax (*P. C.*) Celle-ci s'élève également d'un trait à partir de son début, en 3. Il y a donc lieu de penser que l'aspiration énergique du thorax se fait sentir intégralement dans la pression nasale, sans être modifiée en route par une influence quelconque.

Or, pendant cette chute rapide de la pression bucco-nasale en rapport avec la dilatation également rapide du thorax, le plancher buccal, s'affaissant d'abord de 3 à 4 en suivant la même marche, présente en 4 un ralentissement notable dans son retrait, sans que cet accident qui semble tout passif et local ait son pendant sur l'une ou l'autre des autres courbes.

A la fin de cette révolution respiratoire on voit intervenir un sursaut brusque n° 5 dans la courbe de pression nasale qui

est en rapport avec un retrait également brusque de la paroi costale : nous avons vu, à propos des actes moteurs abdominaux que ce double effet devait être attribué à la secousse expiratrice terminale de la paroi de l'abdomen. On n'en retrouve pas l'écho dans les mouvements du plancher buccal : celui-ci est en train de s'affaisser déjà ayant repris, après sa phase de ralentissement (4) sa course descendante : c'est pendant qu'il revient ainsi sur lui-même que se produit l'incident expiratoire auquel il ne semble pas activement participer.

Fig. 11. *A*. Mêmes courbes que figure 10 avec superposition (*B*) obtenue par le report de chaque courbe agrandie pour montrer la correspondance dans le temps des divers incidents de chaque courbe.

On peut schématiser ces actes synchrones ou successifs en agrandissant les courbes qui les expriment et en les superposant de manière à rendre plus nets les rapports que nous avons essayé de déterminer ; cette reconstitution (fig. 12) nous permettra plus tard de comparer les mêmes actes chez les différents reptiles et chez les Batraciens.

D'après l'analyse comparative des graphiques des mouvements du plancher, du flanc, de l'abdomen, des pressions nasale et trachéale, chez le *Lézard* (V. tracés et schémas, fig. 7 à 12), — on arrive à la conception suivante :

Le plancher buccal se soulève *d'abord passivement* dans la première phase de l'*expiration* par l'accumulation partielle de l'air expiré qui n'est pas en totalité expulsé par les narines ; dans la seconde phase de l'expiration, le plancher se *tend activement* pour achever l'expulsion de l'air; à ces deux phases successives correspondent deux phases dans la pression croissante de l'air à l'intérieur de la cavité naso-buccale : les deux courbes s'épousent exactement.

Pendant que s'accomplissent ces deux actes bucco-nasaux, la paroi thoraco-abdominale exécute un mouvement expiratoire *continu* et ne contribue en rien à l'expulsion en deux temps que commande seul le mouvement du plancher buccal.

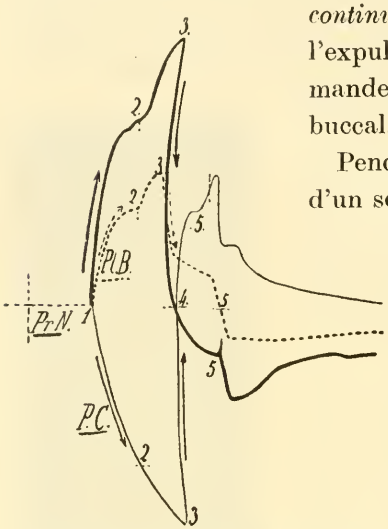


Fig. 12. Schéma général, d'après agrandissement des courbes, des rapports entre les mouvements de la paroi costale (*P. B.*) du plancher buccal (*Pl. C.*) et des variations de la pression de l'air dans la cavité bucco-nasale (*Pr. N.*).
Les chiffres ont la même signification que dans les figures précédentes.

Pendant l'inspiration, qui s'opère d'un seul coup par la dilatation rapide de la cavité thoracique (sauf renforcement terminal), le plancher s'affaisse passivement, brusquement d'abord, d'un mouvement ralenti ensuite, puis de nouveau accéléré, par simple oscillation passive.

Il semble que le plancher subisse l'effet aspiratif énergique du début de l'inspiration, s'affaissant quand l'air extérieur est brusquement attiré vers le poumon, puis reste indifférent après cette première phase jusqu'au début de l'expiration suivante qui ramène la série des actes successifs ci-dessus.

Indépendance des variations de la pression respiratoire par rapport aux mouvements du plancher buccal.

Aucun changement important n'apparaît dans le détail des phases des variations respiratoires de la pression quand l'action du plancher buccal est supprimée. Ici, au lieu d'explorer la pression nasale qui ne donnerait plus aucune indication, la cavité buccale étant largement ouverte, on explore la pression soit dans le larynx par un tube engagé à frottement hermétique,

soit dans l'appareil trachéo-bronchique, soit dans le poumon lui-même par le procédé que nous indiquerons tout à l'heure.

Il suffit d'examiner les courbes de la figure 13 pour s'assurer que, chez le Lézard dont le plancher buccal a été fendu longitudinalement et ne peut plus intervenir, les mouvements de la paroi thoracique et les variations respiratoires de la pression dans la trachée ont conservé leurs caractères normaux. Ici il

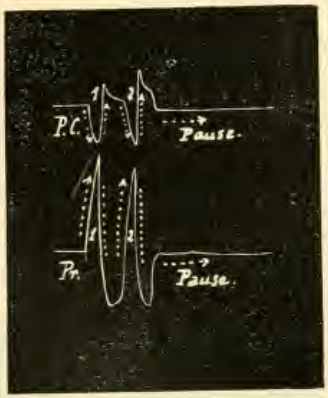


FIG. 13. Courbes simultanées des mouvements de la paroi costale (*P. c.*) et des variations de la pression de l'air dans le bout central de la trachée (*Pr.*) chez un Lézard dont l'action du plancher buccal est supprimée.

Mêmes phases respiratoires que normalement (V. fig. 7 à 12).

FIG. 14. Conservation du type respiratoire normal chez un Lézard irrité qui mord l'instrument qu'on lui présente et chez lequel l'action du plancher buccal est écartée par le fait de l'ouverture permanente de la bouche (*Instantané du même sujet que dans la figure* 1).

s'agissait d'un cas de respiration redoublée très fréquent chez cet animal (Voy. Ch. II) et dans lequel la pause en demi-expiration est supprimée entre les deux mouvements respiratoires successifs pour se reporter à la suite du second mouvement.

Les phases des variations de la pression trachéale sont les mêmes que normalement.

Le défaut d'action respiratoire du plancher buccal chez le Lézard ocellé ressort encore de cette autre observation que quand l'animal en colère mord fortement et pendant un temps

très-long un corps dur qu'on lui présente (ici fig. 14, le manche en fer d'un marteau), il continue à respirer, avec l'irrégularité due à l'irritation qu'il subit, mais avec une grande amplitude des mouvements thoraco-abdominaux, bien que le plancher buccal ne puisse exercer aucune action sur le courant d'air laryngé.

§ 5. Rapports des mouvements de la glotte avec l'inspiration et l'expiration

Il est facile d'examiner chez un Lézard irrité, ouvrant largement la bouche, l'orifice du larynx qui apparaît nettement à la base de la langue : dans la condition d'observation qu'offre spontanément l'animal libre de ses mouvements, simplement fixé par un lien entourant une patte (comme celui de la

Fig. 15. Lézard irrité, ouvrant largement la bouche pour mordre et fournissant ainsi le moyen de suivre de l'œil les mouvements d'ouverture et de clôture de la glotte dans leurs rapports avec les mouvements respiratoires.

Fig. 16. Reproduction photographique sous l'eau d'une pièce anatomique montrant, en arrière de la base de la langue, la glotte triangulaire, largement ouverte comme on la voit chez l'animal vivant au moment de l'inspiration (*fig.* 15).

figure 15), on voit aussi nettement la glotte que dans la préparation anatomique de la figure 16.

On peut suivre de l'œil les ouvertures et les clôtures de l'orifice laryngé dans leurs rapports avec les expansions et les retraits de la paroi thoracique ; on s'assure ainsi que la glotte

s'ouvre largement, d'un seul coup, au début de l'inspiration, qu'elle se resserre avec l'expiration, sans se refermer cependant d'une façon complète.

Nous avons essayé, comme nous l'avions fait chez la Tortue (1), de noter graphiquement les mouvements de la glotte dans leurs rapports avec les mouvements respiratoires, en utilisant un procédé analogue : un tube de caoutchouc fermé à une extrémité et communiquant par l'autre bout avec un tambour à levier était comprimé quand on voyait s'ouvrir la

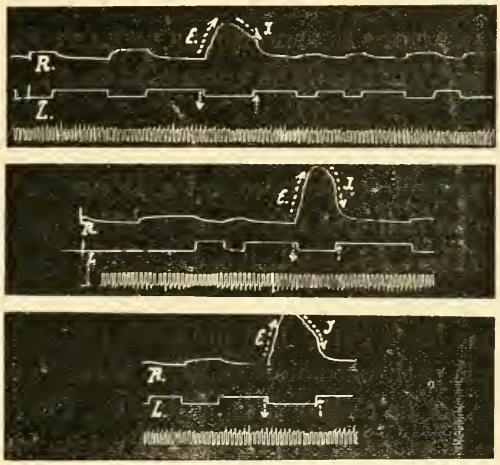


FIG. 17. Essai d'indication graphique des ouvertures et resserrements de la glotte (*L.*) dans leurs rapports avec les variations respiratoires de la pression trachéale (*R.*), l'animal respirant dans un grand bocal en rapport avec le tambour inscripteur.

glotte et relâché quand celle-ci se refermait (ou se resserrait) ; l'inscription de ces signaux était recueillie à côté de celle des variations respiratoires de la pression pulmonaire. Dans l'expérience dont la figure 17 fournit un spécimen, on inscrivait les variations respiratoires de la pression trachéale chez un Lézard encore engourdi par l'éther, respirant lentement dans un large flacon amortisseur et ne donnant que des courbes très réduites et sans détails. Ce sujet avait été choisi parce que de temps

(1) Voy. Méc. resp. Tortue, chap. VI, fig. 36.

en temps il présentait une importante variation de pression qu'un examen ultérieur nous a conduit à considérer comme le résultat d'un acte respiratoire moteur énergique, intercalé dans la série des actes moteurs réduits par l'éthérisation.

On retrouve ici, sans détails relatifs aux phases des mouvements de la glotte, le fait que la même expérience a permis de noter chez la Tortue, c'est-à-dire *l'ouverture glottique à chaque inspiration et son resserrement à chaque expiration.*

§ 6. Variations respiratoires de la pression de l'air dans les voies aériennes

L'exploration de la pression peut être pratiquée en des points divers de l'appareil respiratoire, selon le but qu'on se propose, sans qu'on note une différence notable dans le type des courbes recueillies à tel ou tel niveau.

Une petite muselière du type de celle de P. Bert (qu'a également employée M. Couvreur), et qui coiffe le museau de l'animal, un simple petit entonnoir de verre hermétiquement fixé à sa base, permet de réaliser sans mutilation, l'inscription des variations de la pression de l'air dans la cavité bucco-nasale, en laissant au larynx la liberté d'intervenir activement à telle ou telle phase de la respiration ; ce procédé permet aussi de ne pas négliger l'action propre du plancher buccal si celui-ci modifie par sa contraction la forme de la courbe respiratoire en ajoutant, par exemple, sa propre poussée expiratrice à celle qui résulte du retrait élastique et actif des parois thoraco-abdominales (V. § 3).

Les courbes des pressions de l'air recueillies au niveau des orifices nasaux peuvent donc, si le larynx ou le plancher intervient, ne pas présenter exactement le même type que celles qui sont fournies par l'exploration soit trachéale, soit pulmonaire : nous en avons vu déjà des exemples dans l'étude des mouvements du plancher buccal (§ 3, fig. 10, 11, 12). Je donnerai

ici un autre spécimen (fig. 18) fourni par l'inscription comparative de la pression de l'air avec la muselière nasale (*Pr. N.*) et de la pression intra-pulmonaire (*Pr. p.*) : on voit que, tout en affectant la même forme générale, les deux courbes diffèrent cependant par certaines inflexions, que, par exemple, l'inspiration (1) qui s'opère d'un seul trait dans la courbe de pression nasale, présente un léger temps d'arrêt (*a*) dans la courbe pulmonaire ; de même l'expiration montre une pause plus accentuée (*b*) dans le poumon qu'au niveau des narines, différences dues sans doute à l'action soit du larynx, soit du plancher.

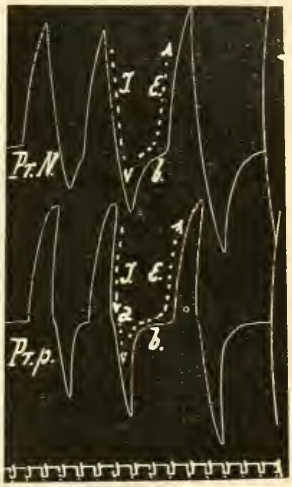


FIG. 18. Comparaison des variations respiratoires de la pression de l'air dans l'appareil trachéo-bucco-nasal (*Pr. N.*) et dans le poumon lui-même (*Pr.*). Pause expiratrice plus accentuée dans la pression pulmonaire.

Il n'y a donc pas identité parfaite entre les graphiques de la pression respiratoire en deçà et au delà des organes actifs, le larynx et le plancher buccal ; mais le sens général est le même de part et d'autre et la forme assez voisine pour qu'on puisse employer indifféremment l'exploration nasale ou une exploration plus profonde.

Sans nous arrêter à l'exploration par le larynx (qui se fait sans difficulté par simple tubage en maintenant ouverte la bouche de l'animal) ou par la trachée selon les procédés ordinaires, je veux seulement donner ici quelques détails sur l'exploration intra-pulmonaire : celle-ci, pratiquée surtout dans nos expériences sur la contractilité et l'innervation du poumon (Voy. 2e partie) peut être également employée dans l'étude de la mécanique respiratoire, en ménageant davantage le sujet qui doit continuer à exercer sur les poumons les effets des parois thoraco-abdominales.

En pratiquant de chaque côté de l'abdomen une petite ouverture longitudinale, on dégage facilement l'extrémité postérieure conique du poumon correspondant qu'on soumet à une insufflation modérée par le larynx ; on respecte les brides qui fixent cette pointe postérieure du poumon aux viscères abdominaux, on passe une ligature sous le sommet du cône pulmonaire et on fixe dans sa cavité une canule de verre bordée et évasée pour éviter l'accolement des parois ; la canule est ensuite hermétiquement fixée à la paroi latérale de l'abdomen plus souple que la paroi antéro-inférieure : les mouvements

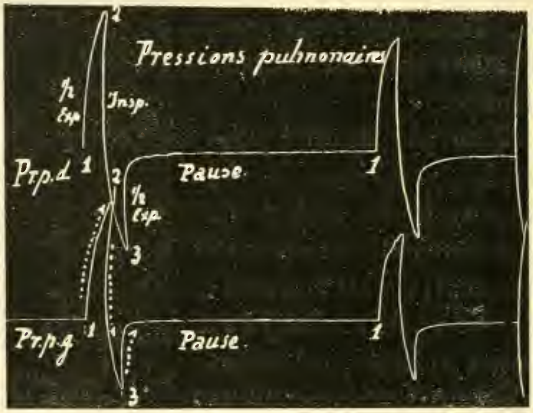


FIG. 19. Courbes comparatives de la pression de l'air dans le poumon droit (*Pr. p. d.*) et dans le poumon gauche (*Pr. p. g.*), modérément insufflés par le larynx fermé. Après l'application des canules exploratrices à la partie postérieure de chaque poumon, la cavité thoraco-abdominale a été hermétiquement refermée.

1/2 expiration initiale de 1 à 2 ; inspiration de 2 à 3 ; 1/2 expiration finale de 3 à 4 suivie de la pause aboutissant à la 1/2 expiration initiale suivante.

respiratoires peuvent ainsi continuer à s'exercer sur les poumons sans fuite d'air par les ouvertures qui ont permis l'introduction des canules.

Les courbes de pression intra-pulmonaires obtenues par ce procédé réalisent le type le plus précis des variations respiratoires, tout comme celles que nous avons recueillies chez la Tortue par les trépanations dorso-latérales et celles que nous retrouverons chez le caméléon, le caïman, le serpent.

La figure 19 montre l'inscription comparative pratiquée dans le poumon droit (*Pr. p. d.*) et dans le poumon gauche (*Pr. p. d.*) chez un Lézard qui, ayant subi l'application des canules pendant une insufflation laryngée, avait été ensuite abandonné à lui-même et respirait spontanément d'une façon normale.

On retrouve ici le type classique en ∽, la 1/2 expiration initiale (1,2), pré-inspiratrice, l'inspiration (2,3) qui se continue sans interruption avec la 1/2 expiration finale (3,4).

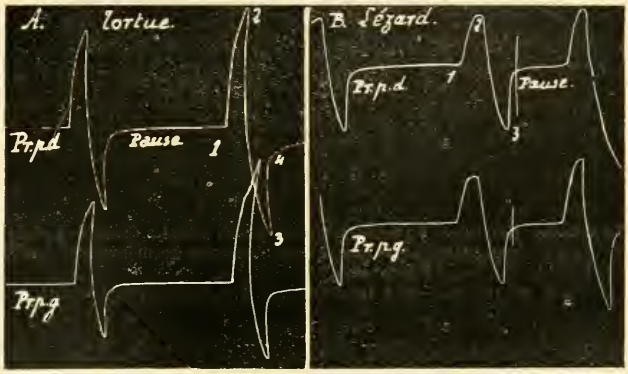


FIG. 20. Comparaison des courbes respiratoires de la pression pulmonaire chez la Tortue et chez le Lézard.
Identité du type en ∽ avec pause post-inspiratrice. (*Mêmes indications que figure* 19.)

Celle-ci s'arrête en chemin pour se continuer par la longue pause qui aboutit à la reprise des mouvements par la 1/2 expiration initiale (1,2) et ainsi de suite.

Il est intéressant de comparer dès maintenant ce type respiratoire normal du Lézard à celui de la Tortue et d'entamer le rapprochement que nous développerons plus tard entre ces formes respiratoires communes à tous les reptiles qui réalisent le même type avec des moyens différents, remarque déjà faite par Paul Bert et par Couvreur.

Voici, par exemple (fig. 20), les courbes de pression pulmonaire d'une Tortue en A et, en B, celles du Lézard : aucune dif-

férence importante ne les distingue ; c'est toujours la forme en ⟮ avec une signification identique des accidents de chaque courbe.

Cette identité fondamentale des effets mécaniques produits chez ces deux animaux pourvus de procédés moteurs si dissemblables, est bien faite pour inspirer la réflexion : nous serons mieux en mesure de nous arrêter sur cette question quand nous aborderons l'étude comparative générale dont nos monogra-

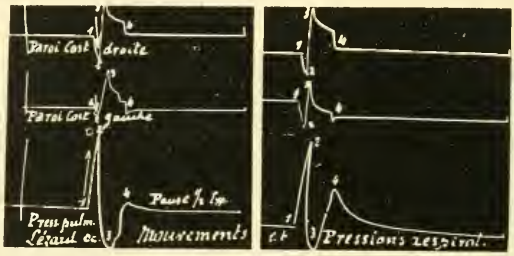


Fig. 21. Exploration simultanée du mouvement des parois costales droite et gauche et de la pression pulmonaire chez le Lézard ocellé. Rapports des mouvements avec les variations de la pression pulmonaire.
1, 2, expiration. — 2, 3, inspiration. — 3, 4, demi-expiration suivie de pause.

phies nous fourniront les éléments. Ce que nous pouvons retenir ici et qui ressort de cette comparaison, c'est que chez ces deux animaux le jeu du larynx n'entre pour rien dans la pause post-inspiratrice, la trachée étant liée et la respiration s'effectuant par les canules pulmonaires (trépanation dorsale chez la tortue, fixation de canules dans la partie postérieure des poumons chez le Lézard) : cette indépendance a été trop longuement discutée dans notre premier mémoire sur la Tortue pour que nous y revenions ici.

On peut associer à l'exploration intra-pulmonaire telle ou telle autre exploration (nasale, laryngée, trachéale), l'inscription des variations respiratoires de la pression des mouvements des côtes, de la paroi abdominale, du plancher buccal et celle des pressions intra-abdominales et réaliser ainsi des superpositions instructives qui établissent des rapports insaisissables à la vue.

C'est ce que nous avons fait à plusieurs reprises dans le cours de l'étude qui précède ; nous donnons ici (fig. 21) un spécimen de ces comparaisons en présentant un tableau graphique des rapports qui existent entre les mouvements de la paroi costale droite et gauche et les variations de la pression pulmonaire subordonnée à ces mouvements. (Ce tableau figure dans notre note du 20 juillet 1907 à la Société de Biologie).

SECONDE PARTIE

CONTRACTILITÉ ET INNERVATION MOTRICE DU POUMON DU LÉZARD OCELLÉ (1).

CHAPITRE PREMIER

Notions anatomiques.

Quelques détails sur la disposition générale et sur la structure du poumon du Lézard ocellé sont indispensables à connaître avant d'aborder la technique des explorations et l'exposé de leurs résultats.

L'ouvrage de Carl Vogt et Yung nous a servi de guide dans nos préparations : c'est à lui que nous empruntons les indications sur la topographie générale du poumon (§ 1), mais nous aurons à discuter ensuite quelques points relatifs à la structure de l'organe au sujet desquels nous ne tombons pas d'accord avec les auteurs (§ 2).

§ 1. Disposition générale des poumons

Situés derrière le cœur, les poumons (*l. m.* fig. 22) appliqués sur la face dorsale de la cavité abdominale, forment deux sacs

(1) Les résultats de mes expériences obtenues jusqu'en juin 1907 sur les six premiers Lézards que j'ai eus à ma disposition ont été résumés dans 3 notes successives à la Société de Biologie (juillet 1907).

J'ai pu compléter ces recherches en juillet 1907 sur une seconde série de six grands Lézards que je dois aussi à l'obligeance de mon ami Antonin Bordes ; ces résultats nouveaux sont indiqués dans la rédaction actuelle.

ovalaires allongés, des deux côtés de l'estomac. Enveloppés par le mésentère, ils sont reliés par de larges expansions de cette membrane qui courent sur toute leur longueur, du côté ventral et latéral au foie, et du côté dorsal à l'estomac. Les dernières expansions se continuent en arrière, sous forme de larges ligaments, vers les organes génitaux.

Cette description sommaire, que j'emprunte à Carl Vogt et Yung (p. 650 et p. 716),

FIG. 22. Disposition et rapports des poumons.

FIG. 23. Aspect des poumons insufflés après injection par le cœur de Métagélatine colorée.
Pièce de grandeur naturelle éclaircie dans le xylol et photographiée en contrejour.

ainsi que la figure 22 (reproduction de la figure 264 de C. V. et Y.) suffit à donner une idée de la topographie des poumons et de leurs rapports : ceux-ci doivent être particulièrement signalés, la fixité relative des poumons en arrière concordant avec leur aptitude très réduite à se raccourcir activement, alors que leur contractilité est développée au maximum dans le sens transversal.

Les deux figures 23 et 24 fourniront sur la disposition et la configuration générale des poumons des renseignements complémentaires.

§ 2. Structure des poumons (1)

La musculature du poumon, dont la puissance se révèle par l'importance de ses réactions, mérite une description quelque peu détaillée, et doit être autrement comprise, d'après nos propres préparations, qu'elle ne l'a été dans les exposés classiques, notamment dans celui qu'en donnent Carl Vogt et Yung p. 716-717).

Pour ces auteurs «les sacs pulmonaires ont des parois épaisses et très élastiques, tissées de fibres musculaires lisses entremêlées de fibres élastiques et conjonctives (p. 716). Les différents vaisseaux *font saillie du côté interne* et leurs ramifications s'anastomosant ensemble constituent des aréoles de plus en plus subdivisées qui s'étendent sur toutes les faces internes (p. 717) ».

D'après nos observations, ce sont les faisceaux musculaires qui produisent, à la face interne des poumons, les reliefs limitant des aréoles régulières et dessinant des ébauches de cloisons.

Les poumons du Lézard ocellé, extraits du corps de l'animal après insufflation et ligature de la trachée qui les maintient distendus, se présentent sous l'aspect ci-contre (fig. 23, *face postérieure*).

Les vaisseaux ont été injectés par l'artère pulmonaire, avec de la métagélatine colorée en bleu foncé et les poumons plongés aussitôt après dans une solution de sublimé acétique qui fait apparaître tous les détails de cette injection pénétrante. Après immersion de 48 heures dans le sublimé, ils ont été immergés dans l'alcool à 70 pendant 3 jours, puis, en permanence dans le xylol qui leur a donné la transparence voulue pour la reproduction photographique.

On voit dans cette figure les vaisseaux artériels longeant la face dorsale avec leurs branches transversales anastomo-

(1) Résumé extrait des notes des 6 et 20 juillet 1907 (*C. R. Soc. Biologie*).

sées, et le long du bord postéro-interne une série de saillies globuleuses qui se retrouveront sur la face profonde sous la forme d'entonnoirs.

Quand on fend dans le sens de la longueur un poumon préparé comme il a été dit et qu'on l'étale sur une lamelle *ad hoc* (procédé de Ranvier) de façon à placer au centre de la préparation la région correspondant à la ligne des entonnoirs qui occupent le bord postéro-interne, on obtient une préparation

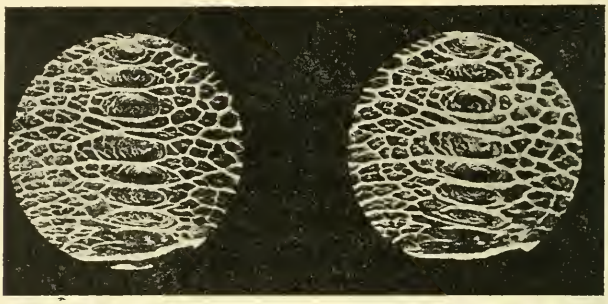


FIG. 24. Vue stéréoscopique de la face interne du poumon du Lézard ocellé avec les reliefs musculaires qui le tapissent sous la forme de réseaux anastomosés à direction transversale prédominante.

(On peut obtenir la sensation de relief que donne la loupe binoculaire en examinant ces images inversées après avoir au préalable accommodé les yeux à l'infini, selon les indications données par Marey.

qui, avec la loupe stéréoscopique de Zeiss (obj. a. Oc. 1) donne l'aspect ci-dessus (fig. 24).

On a sous les yeux une surface sillonnée de replis en relief qui circonscrivent le rebord des entonnoirs, s'entrecroisent dans leur cavité en y formant des tourbillons et s'étalent de chaque côté en dessinant des saillies polygonales (ébauches de cloisons). Ces faisceaux transversaux sont perpendiculaires à la direction des vaisseaux principaux qui cheminent dans le sens du grand axe des poumons.

Ils fournissent des prolongements latéraux qui s'associent entre eux et circonscrivent des aréoles dont elles forment les rebords saillants et ondulés ; elles tranchent par leur coloration blanc mat sur le fond bleu de la couche capillaire injectée de métagélatine. Déjà on doit supposer qu'il ne s'agit

pas ici de vaisseaux sanguins ; mais un examen histologique plus détaillé permet d'en affirmer la structure musculaire lisse. Sur des préparations partielles de lames pulmonaires tendues selon les procédés de Ranvier et éclaircies, on reconnaît faci-

FIG. 25. Topographie des fibres musculaires du poumon du Lézard ocellé. Microphotographie par Mlle Chevreton d'une préparation de Mlle Cernovodeanu.
Sur cette coupe transversale du sommet du poumon, on voit une agglomération considérable de fibres lisses au milieu de la trame conjonctive de la paroi (agrandissement de 90 diamètres).

lement, même avec de faibles grossissements, qu'on a affaire à des faisceaux musculaires ; des coupes pratiquées après inclusion dans la paraffine et colorées montrent enfin, à côté des vaisseaux injectés, des faisceaux serrés de fibres lisses et sectionnés, ici dans le sens de leur longueur, là en travers,

et partout inclus dans l'enveloppe épithéliale caractéristique de la face interne du poumon (fig. 25).

Il n'est donc pas douteux que des faisceaux musculaires épais, en très grand nombre, formés de fibres lisses serrées, constituent une véritable tunique contractile à brides anastomosées faisant saillie à la face interne du poumon, tunique sous-jacente à la couche épithéliale endo-pulmonaire et dans laquelle prédominent les bandes annulaires à direction transversale.

A cette direction générale est subordonné le sens du retrait actif du poumon, qui s'aplatit sous l'influence des excitations sans se raccourcir sensiblement : en effet, l'organe est fixé en arrière par une lame mésentérique, soit au testicule, soit à l'ovaire, et ne peut changer notablement de longueur.

Sur un autre point, nous ne sommes pas non plus d'accord avec Carl Vogt et E. Yung quand ils disent (p. 117) qu'au travers des profondes cavités disposées en une série longitudinale du côté dorsal « les vaisseaux, veineux comme artériels, forment des ponts transversaux saillants ».

Là encore, l'examen stéréoscopique du poumon préparé comme nous l'avons dit, montre que les espèces d'entonnoirs qui s'alignent, au nombre de 9 à 10, le long du bord gastrique de chaque poumon sont circonscrits par des bandes musculaires qui s'étalent ensuite transversalement pour présenter la disposition indiquée ci-dessus ; les ponts transversaux saillants dont parlent Carl Vogt et Yung, et qui sont tendus au travers des cavités de cette sorte de hile, sont également formés surtout de brides musculaires qui s'enroulent en cône creux jusqu'au sommet de ces entonnoirs.

Enfin, nous nous rencontrons avec Carl Vogt et Yung au sujet de la disposition musculaire de la partie antérieure du poumon. « On constate... disent-ils (p. 717), que l'extrémité antérieure de chaque sac s'avance au delà de la bronche en un petit cul-de-sac dont l'entrée elle-même est entourée d'un bourrelet épais musculaire, faisant sans doute l'office d'un sphincter. »

L'expérience démontre, en effet, l'action constrictive *locale* de cet anneau qui entoure la portion pulmonaire de la bronche au niveau où chaque poumon forme un petit cul-de-sac débordant en avant le point d'entrée de chaque bronche.

L'excitation électrique localisée à cette région provoque une stricture annulaire qui ferme assez complètement le poumon pour s'opposer au passage de l'air insufflé vers le poumon par la trachée ou vers la trachée par le fond du poumon.

Cette disposition sphinctérienne de la partie antérieure de la musculature pulmonaire semble constituer un simple renforcement de la tunique musculaire lisse qui enveloppe la totalité de l'organe. Cet appareil musculaire paraît se dégrader progressivement de l'extrémité antérieure vers l'extrémité postérieure du poumon où la paroi s'amincit. et devient transparente. A ce niveau on pressent la formation d'une disposition membraneuse sacculaire, surtout fibreuse, qui se retrouve dans le poumon de la tortue, du caméléon, du serpent et qui peut être assimilée à un rudiment des sacs aériens de l'oiseau.

De fait, les excitations électriques aussi localisées que possible à des zones successives du poumon, d'avant en arrière, tout en mettant en jeu la totalité de la tunique musculaire, provoquent des resserrements annulaires manifestes au niveau de chaque zone. L'effet est au maximum en avant, au minimum en arrière, et cette différence dans l'intensité de la réaction motrice correspond à une différence dans l'épaisseur de la musculature qui est à son maximum en avant, à son minimum en arrière, observation qui se répète chez les autres représentants de la grande classe des reptiles dont nous avons pu étudier quelques types (Chéloniens, Sauriens, Ophidiens).

Nous retrouverons l'application de ces données dans l'étude expérimentale de la contractilité et de l'innervation pulmonaire (Chap. III et IV).

CHAPITRE II

Contractilité directe du poumon. Technique des expériences et résultats généraux.

Le poumon du Lézard ocellé jouit d'une contractilité évidente d'emblée, comme l'a observé Paul Bert et après lui tous ceux qui ont examiné la question : le moindre attouchement du poumon mis à nu, et à plus forte raison la moindre excitation électrique suffit à en provoquer le retrait actif.

§ 1. Démonstration de Paul Bert

Il convient de rappeler ici l'indication sommaire, mais déjà précise, donnée à ce sujet par Paul Bert et de reproduire les courbes qui motivent ses conclusions.

Sur un Lézard ocellé qu'il a examiné à ce point de vue, Paul Bert a constaté (*Leçons* 1870, p. 378) que le poumon se contracte à l'ouverture de l'animal et qu'après la section du bulbe, l'excitation électrique de l'organe y produit une con-

Fig. 26. Reproduction de la figure 94 de Paul Bert (1870) montrant les effets de la contraction du poumon du Lézard par excitation directe (ligne 1) ; par excitation du pneumogastrique (ligne 2).

traction évidente : cette contraction a donné la courbe 1 de la figure 94 de Paul Bert que nous reproduisons ci-dessous [fig. 26]. L'auteur ajoute (p. 379) que l'excitation du Pneumogastrique provoque la contraction du poumon correspondant (ligne 2 de la figure) et aucun effet sur le poumon opposé. «Les nerfs moteurs, dit-il, se rendent donc exclusivement

chacun au poumon situé de son côté » (conclusion qui sera discutée dans le chapitre V).

§ 2. Technique des expériences

Nous avons enregistré les effets pulmonaires des excitations directes du poumon (et de celles du Pneumogastrique) soit en explorant la pression dans la trachée avec le procédé ordinaire, soit, et surtout, en mettant la cavité du poumon lui-même en rapport avec un tambour à levier avec ou sans flacon amortisseur intermédiaire. C'est la même disposition que nous avons appliquée à l'étude des variations respiratoires de la pression pulmonaire (Voy. 1re partie, ch. II, § 6, fig. 19-20) ; mais ici, n'ayant plus à tenir compte des mouvements des parois, ayant au contraire intérêt à les supprimer, nous pouvions opérer plus largement et mettre les poumons à nu.

Fig. 27. Dispositif de l'expérience d'exploration des variations de la pression intra-pulmonaire droite (*P. d.*) et gauche (*P. g.*) avec un tube *Pr. p.* fixé dans l'extrémité postérieure du poumon. Le pneumogastrique droit est soulevé sur un fil (*Pn.*).— *Tr.*, trachée ; *Cœ.*, cœur ; *F*, foie ; *E.*, estomac ; *I.*, intestin.
(Photographie sous l'eau d'une pièce anatomique.)

La figure 27 montre, d'après la photographie d'une pièce anatomique, les deux poumons insufflés à un degré différent portant à leur extrémité postérieure, libérée de ses attaches, une canule qui en relie la cavité avec l'appareil enregistreur. La trachée est fermée, l'un des pneumogastriques soulevé sur un fil.

A l'inscription comparative des variations de la pression

dans chaque poumon, peut facilement s'adjoindre l'inscription des pulsations du cœur (au-dessous duquel on glisse une lame de clinquant formant une surface résistante fixe et dont on explore les pulsations avec les procédés ordinaires).

Sur le même graphique sont recueillis comme d'habitude les signaux des excitations et les divisions du temps,

On peut ensuite établir sur les graphiques fixés et annotés, des ordonnées en fonction du temps et obtenir ainsi des tracés corrects se prêtant à l'analyse et à la mesure.

La figure 28, qui sera étudiée plus tard à propos de l'action

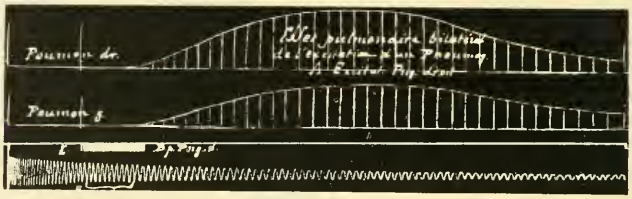


Fig. 28. Résultats graphiques de l'exploration comparative de la pression dans les deux poumons, avec signaux électriques des excitations *E*. et divisions du temps avec le diapason de 10 V-U. — La construction de la courbe a été faite après coup en élevant des ordonnées équidistantes de 2 en 2 dixièmes de seconde.

motrice bilatérale de chaque pneumogastrique est présentée ici comme spécimen des résultats fournis par le procédé d'exploration intra-pulmonaire comparative.

§ 3. Causes d'erreur

L'excitation du bout périphérique du Pneumogastrique, mal localisée, peut produire une contraction de fibres musculaires striées avec retentissement mécanique de sens variable sur l'ampoule pulmonaire : 1° une *dépression* pulmonaire peut intervenir accidentellement, mais sans aucun rapport avec l'effet propre du nerf moteur pulmonaire : c'est ce que montre la figure ci-jointe (fig. 29) qui, à première vue, pourrait en imposer pour une action inhibitoire exercée tout d'abord sur le poumon (*a*) dès le début de l'excitation.

On écarte toute cause d'erreur en reprenant l'excitation dans de meilleures conditions et l'on voit qu'avec une bonne localisation au bout inférieur du nerf, apparaît seule la réaction motrice normale (fig. 30).

2° Tout au contraire, la diffusion des excitations du Pneu-

FIG. 29. Cause d'erreur dans l'appréciation du début de l'effet moteur pulmonaire (*Pr. pulm.*) de l'excitation du pneumogastrique (*e. Png.*) : l'excitation diffusant sur les parties voisines produit une dépression initiale accidentelle (*a*) qui résulte de la contraction *M* des muscles du cou

mogastrique à des plans musculaires striés *comprimant* brusquement l'ampoule pulmonaire, y peut produire une augmentation également brusque de pression précédant notablement

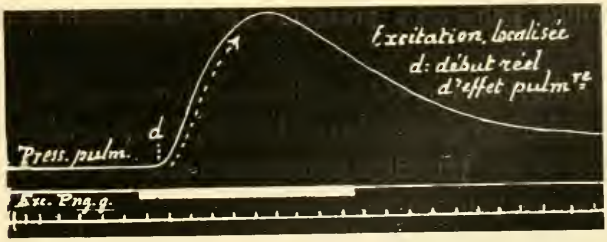


FIG. 30. Correction de la cause d'erreur de la figure 29 par la localisation des excitations du pneumogastrique (Exc. *Png. g.*). Le début *d* de la contraction du poumon (*Press. pulm.*) n'est plus précédé de la dépression accidentelle *a* de la figure 29.

l'élévation de la courbe qui est due à la contraction propre du poumon : c'est ce que montrent les spécimens de la figure 31 et tout aussi nettement la figure 36 (excitation mécanique).

Nous retrouvons ici les réactions motrices associées et successives longuement analysées dans l'étude que nous en avons faite chez la Tortue ; elles ont la même signification au

point de vue des causes d'erreur et des mesures du retard de la contraction du poumon sur l'excitation de son nerf moteur : il n'y a donc pas lieu d'y insister à nouveau.

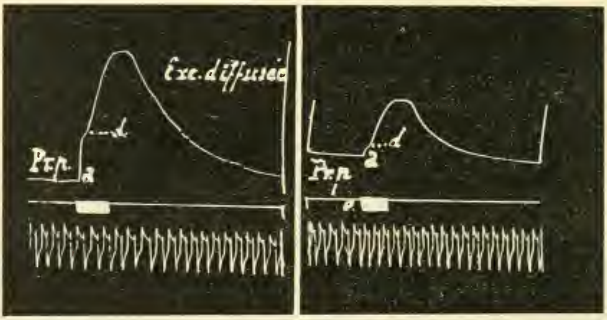


FIG. 31. Cause d'erreur due à la diffusion de l'excitation (*e*) du pneumogastrique sur les muscles thoraciques qui compriment brusquement l'ampoule pulmonaire en *a* ; l'augmentation de la pression pulmonaire (*Pr. p.*) due à l'action motrice du nerf ne débute réellement qu'en *d*.

CHAPITRE III

Contractilité pulmonaire provoquée par des excitations directes.

Les excitations ont été appliquées directement au poumon au moyen de deux serre-fines très légères, dont les griffes avaient été limées et qui pinçaient deux points plus ou moins écartés à la surface du poumon.

Les serres-fines étaient elles-mêmes en continuité avec deux fils très souples qui les reliaient à la bobine d'induction et ne gênaient en rien les mouvements du poumon.

L'organe n'étant pas, comme chez la Tortue, enveloppé d'une épaisse capsule fibreuse, il n'y a pas d'autre précaution à prendre que de fixer les excitateurs au poumon sans le perforer, quand il est à l'état de repos, à demi-tendu par une insufflation modérée.

Si le moindre attouchement mécanique suffit, comme l'a autrefois noté Paul Bert, à produire une rétraction active du

poumon, à plus forte raison celui-ci obéit-il aux excitations électriques, même très faibles, pourvu qu'elles soient en série et s'ajoutent les unes aux autres. Mais une seule excitation induite, une décharge de rupture brusque, est suffisante, quand on lui donne une certaine valeur, pour provoquer une réaction motrice que l'on peut considérer comme la secousse des fibres lisses pulmonaires : il y a intérêt à savoir que l'effet moteur peut être obtenu avec une décharge unique si l'on veut apprécier le vrai retard de la réaction sur le début d'une série d'excitations.

Cette question a été développée dans notre étude de la contractilité du poumon de la Tortue (ch. VIII, § 5). Nous ne ferions que répéter ici ce qui en a été dit déjà et nous pouvons donner sans tarder un exemple de la réaction motrice pulmonaire obtenue chez le Lézard avec une excitation simple appliquée à l'un des deux poumons.

§ 1. Réactions pulmonaires aux excitations directes brèves et en série

La figure 32 donne deux types de cette réaction motrice pulmonaire pour une excitation unique très brève (E) : la courbe A a été recueillie avec une vitesse de translation réduite du papier, la courbe B avec un déplacement plus rapide : dans les deux cas le retard est sensiblement le même, 1 seconde. Nous retrouverons cette même réaction dans l'étude des effets directs du Pneumogastrique (ch. IV).

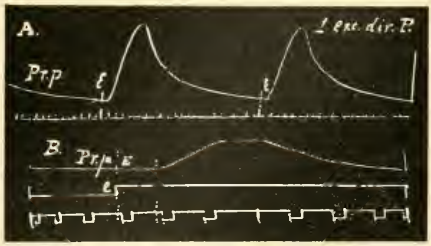


Fig. 32. Les excitations très brèves (induits de rupture *e-e-e A* et *B*, appliquées directement au tissu pulmonaire, y produisent une secousse qui élève la pression dans le poumon (*Pr. p.*). La courbe de la secousse est plus détaillée en *B* (vitesse de translation plus grande).

Des excitations moins fortes en série, fournissent des réactions dont la figure 33 donne une idée suffisante pour le moment (les courbes seront analysées plus tard (ch. V) : on voit ici, avec le même retard, le poumon directement excité se contracter selon la forme habituelle des muscles lisses pendant que le cœur subit l'effet des excitations qui diffusent jusqu'à lui. (Comp. fig. 28, 30, 33, 35).

FIG. 33. Contraction du poumon (*Press. pulm.*) produite par les excitations en série (Exc. *directe d*) appliquée sur le tissu pulmonaire. Troubles cardiaques (Puls. *cœur*) par diffusion des excitations.

§ 2. Réaction transversale totale ou localisée

Le retrait du poumon est total et réduit le sac pulmonaire à l'aspect d'une membrane compacte, si l'excitation est étendue à l'ensemble du poumon ou est assez forte pour diffuser notablement au delà des points d'application des serre-fines émoussées qui pincent deux points de l'organe.

Une excitation localisée à deux points distants de 1 à 2 centimètres suivant une ligne transversale produit une stricture maxima dans la zone interpolaire, déterminant une sorte de gourde étranglée en son milieu ; ceci est en rapport avec la prédominance des brides musculaires à direction transversale.

Au niveau du col bronchique de chaque poumon, l'excitation localisée du sphincter provoque, comme je l'ai dit précédemment (ch. I, *Anat.*), une clôture qui peut être assez complète pour s'opposer au passage de l'air insufflé dans le poumon.

§ 3. Défaut presque complet de retrait longitudinal

C'est à peine si le poumon se rétractant activement subit un léger raccourcissement, les fibres longitudinales étant peu

développées, ce qui concorde avec la fixité relative du poumon à son extrémité postérieure (fig. 34).

En fixant à l'extrémité postérieure du poumon libéré de ses attaches, un levier qui exerce une certaine traction et qui agit sur la membrane d'un tambour explorateur, pendant qu'on recueille d'autre part l'indication de la pression dans la trachée, on inscrit deux lignes, l'une (*L*) qui exprime le raccourcissement longitudinal du poumon s'il se produit, l'autre (*Pr. p.*) qui correspond à sa rétraction totale. Or, souvent, comme dans les deux exemples ci-joints (fig. 34) aucun retrait ne s'observe selon l'axe longitudinal, alors que le poumon se contracte activement : sa contraction se produit donc à peu près exclusivement selon la circonférence, et si la pointe du poumon se rétracte, elle le fait progressivement, entraînée par le corps de l'organe.

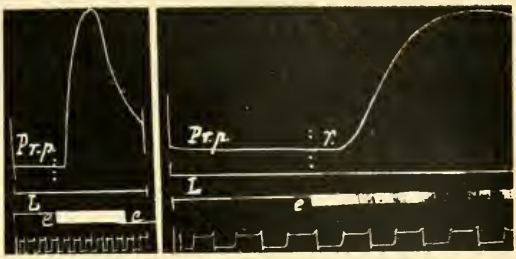


FIG. 34. Défaut de retrait longitudinal (*L*) du poumon soumis à des excitations directes (*e e*) qui produisent un énergique retrait transversal élevant la pression intra-pulmonaire (*Pr. p.*).

§ 4. Expulsion d'air d'un poumon dans le poumon opposé

La rétraction active d'un poumon produit, quand la trachée est fermée, une expulsion d'air vers le poumon opposé, si bien que celui-ci augmente légèrement de volume, tandis que s'affaisse le poumon contracté ; pour cette raison, la pression doit augmenter dans les deux poumons sous l'influence de l'excitation appliquée à l'un d'eux. Cette remarque sera utilisée dans la discussion de l'action motrice pulmonaire bilatérale de chaque Pneumogastrique (ch. V).

§ 5. Rapports du retard et de l'amplitude de la contraction avec la valeur de l'excitation

Le retard et l'amplitude de la courbe sont, jusqu'à une certaine limite, en rapport avec l'excitation électrique : le retard diminue et l'amplitude augmente pour des excitations fortes, et inversement pour des excitations faibles ; on n'observe pas cependant de réduction du retard au-dessous de 9 à 10 dixièmes de seconde, pas plus que d'exagération au delà de deux à deux secondes et demie ; du reste, ces mesures ne peuvent avoir rien d'absolu, pas plus dans ce cas que dans aucun autre.

§ 6. Effet pulmonaire bilatéral d'excitation simultanée des deux poumons

L'excitation appliquée simultanément aux deux poumons avec des électrodes induites bifurquées qui en limitent l'effet aux poumons eux-mêmes, produit une double réaction syn-

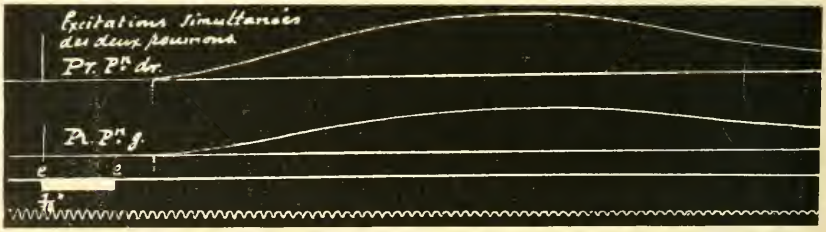


Fig. 35. Effets symétriques avec retard égal du début de la contraction dans les deux poumons (*Pr. Pn. d.* et *Pr. pn. g.*) produits par l'excitation simultanée des poumons avec électrodes induites bifurquées.

chrone à droite et à gauche : la figure 35 fournit un exemple de cet effet bilatéral symétrique. Ici le retard est de part et d'autre de 13/10 de seconde comptés sur la ligne du diapason de 10 vibrations doubles, la durée de la contraction dépasse trois secondes pour une durée d'excitation de 8/10.

CHAPITRE IV

Effets moteurs directs du Pneumogastrique sur le Poumon.

L'étroite ressemblance, sinon l'identité, qui existe entre les réactions motrices pulmonaires des excitations directes du poumon et celles du bout périphérique du Pneumogastrique pourrait dispenser d'entrer dans le détail des réactions dans ce second cas : mais il y a lieu d'insister sur un certain nombre de points qui sont spéciaux à l'action neuro-motrice et notamment sur la discussion de l'effet pulmonaire bilatéral de l'excitation centrifuge de chaque nerf.

Examinons d'abord successivement les effets des excitations mécaniques, électriques, les rapports entre la durée de ces excitations et celle des réactions, toutes questions qui doivent être tranchées avant d'aborder l'analyse des effets bilatéraux.

§ 1. Excitations mécaniques du Pneumogastrique

La ligature du nerf constitue un excitant mécanique, mais dont l'effet n'est réellement simple, exclusivement pulmonaire, que si cette ligature porte sur le segment périphérique du Pneumogastrique.

1° Quand elle est appliquée au nerf intact à la fois moteur et sensitif, elle provoque (comme dans le cas de la figure 36) une réaction réflexe générale qui se produit très rapidement en sa qualité de réaction de muscles striés (1 fig. 36) et n'est que tardivement suivie par la réaction motrice pulmonaire ; en 2, se voit manifestation lente de la contraction des muscles lisses. C'est, en apparence, le même cas qui se présente quand une excitation centrifuge du Pneumogastrique se trouve, par accident ou intentionnellement, mal localisée au bout inférieur du nerf et provoque la contraction de plans muscu-

laires striés comprimant brusquement l'ampoule pulmonaire: nous avons longuement insisté sur ces faits dans notre étude de la contractilité pulmonaire chez la Tortue et indiqué le parti qu'on en peut tirer dans la comparaison des réactions des fibres striées et des fibres lisses. Mais ici, ce n'est plus d'une action directe qu'il s'agit, c'est une réaction réflexe qui se produit : elle est, à ce point de vue, non moins intéressante à signaler. La figure 36 fournit un spécimen de ces deux effets successifs se traduisant par deux soulèvements de la courbe de pression dans chaque poumon et dans la trachée.

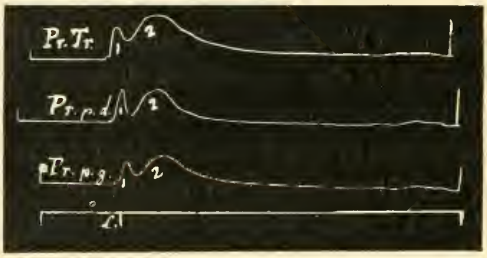


FIG. 36. Ligature brusque (*L*) du tronc du pneumogastrique droit *intact*, provoquant d'abord un réflexe moteur général qui élève (en 1) la pression dans les deux poumons (*Pr. p. d.* et *Pr. p. g.*) ainsi que dans la trachée (*Pr. Tr.*) : l'effet moteur pulmonaire n'apparait que plus tardivement (en 2).

2° Si l'excitation mécanique de la ligature du nerf n'intéresse

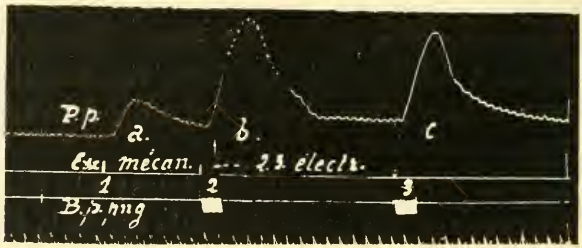


FIG. 37 Ligature brusque (excitation mécanique 1) du bout périphérique du pneumogastrique (*B. p.-png.*) produisant une contraction modérée (*a*) du Poumon (*P. p.*) ; les excitations électriques 2-3 provoquent des contractions (*b c*) plus brusques et plus importantes.

que les fibres centrifuges, comme quand on agit sur le segment périphérique du Pneumogastrique coupé et bien isolé, on obtient une réaction motrice pulmonaire, dégagée de la contraction réflexe préalable des muscles striés, comme dans le type de la

figure 37 (*a*) : on voit ici se produire une contraction du poumon qui a le même caractère général que les contractions *b* et *c* provoquées ensuite par des excitations électriques du même nerf. L'effet de l'excitation mécanique (*a*) cependant diffère des effets *b* et *c* de l'excitation électrique en ce que le cœur, dont les pulsations dentellent les courbes de pression pulmonaire continue à battre sans interruption dans la courbe *a* et présente un arrêt prolongé (visible surtout dans la courbe *c* où la plume n'a pas abandonné le contact) : c'est que l'excitation mécanique de la ligature serrée brusquement n'a pas eu le temps de mettre en jeu les filets cardio-modérateurs, moins impressionnables, comme nous le savons, que les filets moteurs pulmonaires.

FIG. 38. Le simple soulèvement du bout périphérique d'un pneumogastrique (*Méc. B. p.*) suffit à provoquer une contraction 1 dans les deux poumons (*Pr. p. d.* et *Pr. p. g.*) ; la réaction pulmonaire (2) aux excitations électriques (*El.*) du bout périphérique du même nerf est beaucoup plus rapide et énergique.

L'excitabilité de ces derniers est même telle, chez le Lézard, que le moindre attouchement du nerf fraîchement coupé, son soulèvement sans réaction réelle quand on le dépose sur les crochets de l'excitateur, suffisent pour provoquer (comme le montre la figure 38) : 1° une contraction du poumon 1 suivie ici d'une seconde contraction 2 beaucoup plus énergique que produit l'excitation électrique centrifuge *e* appliquée au même segment périphérique du Pneumogastrique. (Notons ici l'effet pulmonaire bilatéral de cette excitation unilatérale du nerf moteur pulmonaire que nous étudierons bientôt ch. V).

§ 2. Excitations électriques centrifuges du Pneumogastrique

1° *Une excitation électrique unique* (décharge induite de rupture) appliquée au bout inférieur d'un Pneumogastrique, provoque la contraction du poumon correspondant (comme le fait la même excitation appliquée directement au poumon. V. ch. III).

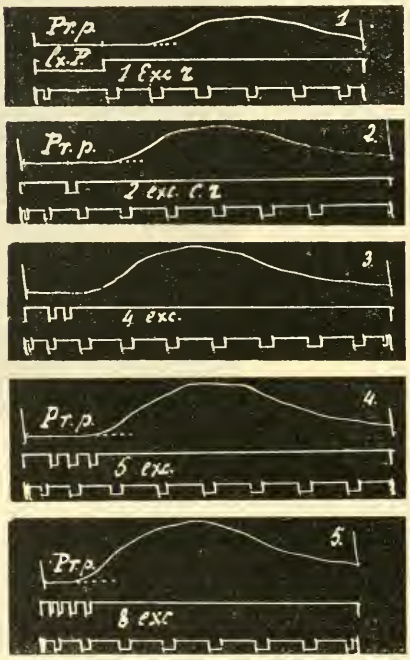


Fig. 39. Comparaison des effets moteurs pulmonaires (*Pr. p.*) produits par des excitations induites uniques (induit de rupture courbe 1) et en nombre variable (2-4-6-8, courbes 2-3-4-5).

La réaction peut être considérée comme l'acte musculaire simple, la secousse des muscles lisses (n° 1, fig. 39), avec son retard habituel de 1 seconde environ, sa longue durée, tous détails qui seront examinés plus tard (ch. VI).

En lançant dans le nerf des excitations successives (fig. 39), espacées, en très petit nombre et de fréquence croissante [2, 4, 6, 8,] on voit la réaction motrice augmenter d'importance et, dans une certaine mesure, proportionner son amplitude à la fréquence des excitations (v. tableau de la figure 39, numéros 1, 2, 3, 4, 5).

2° En soumettant le nerf moteur pulmonaire, non plus à des excitations successives espacées à intervalles relativement longs comme tout à l'heure, mais à des excitations très rap-

prochées *formant une série* d'une certaine durée, on obtient la courbe type de contraction soutenue du poumon dont la figure 40 donne une idée suffisante : on voit ici la courbe de

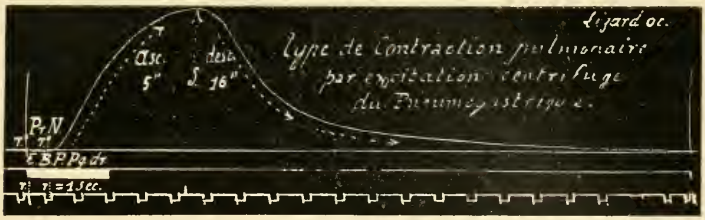


FIG. 40. Contraction pulmonaire se traduisant par l'élévation de la pression bucco-nasale (*Pr. n.*) et produite par l'excitation du bout périphérique du pneumogastrique (*E. B. P. Pg. dr.*). Courbe type (détail dans le texte).

pression (*Pression nasale Pr. N.*) se détacher de l'abscisse une seconde après le début de l'excitation, atteindre en 5 secondes (*Asc.* 5″) son sommet *S*, et opérer en un temps beaucoup plus long sa descente qui le ramène en 16 secondes à son point de départ (*desc.* 16″).

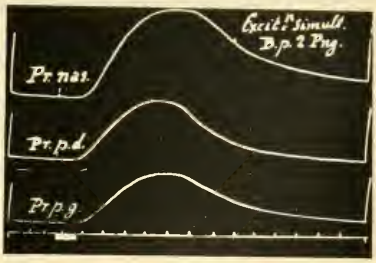


FIG. 41. Effets pulmonaires bilatéraux d'excitations induites appliquées aux deux bouts périphériques du pneumogastrique avec des électrodes dédoublées. Effets sur la pression dans chaque poumon (*Pr. p. d.* et *Pr. p. g.*) et sur la pression bucco-nasale (*Pr. nas.*).

On a là un type de contraction de fibres musculaires lisses pulmonaires chez le Lézard, qu'il y aura intérêt à rapprocher plus tard, dans une étude synthétique, de la contraction pulmonaire chez les autres animaux du même groupe.

3° L'excitation électrique *simultanée* du bout périphérique des deux Pneumogastriques [appliquée avec des électrodes dédoublées pour éviter de comprendre dans le circuit d'autres organes que les segments nerveux), produit, comme le montre la figure 41, une double contraction pulmonaire synchrone et de valeur manométrique égale, (*Pression explorée dans*

chaque poumon) ainsi qu'un effet résultant plus important dans la pression trachéo-nasale qui subit la poussée combinée de la contraction des deux poumons. Mais ce double effet pulmonaire n'a pas besoin pour se produire [comme nous le verrons dans le chapitre suivant] que les deux nerfs soient simultanément excités, chacun d'eux exerçant une action pulmonaire bilatérale.

4° Le défaut plus ou moins complet de *retrait longitudinal* du poumon que nous avons noté à propos des excitations *directes*, se retrouve quand c'est sur le nerf moteur qu'on agit : nous en avons montré deux exemples dans la figure 34 pour les excitations directes, en donnant quelques indications techniques; nous n'y reviendrons ici que pour présenter une figure qui établit la réalité du fait dans ce second cas (et montre en même temps l'action cardio-modératrice du Pneumogastrique *gauche*) fig. 42.

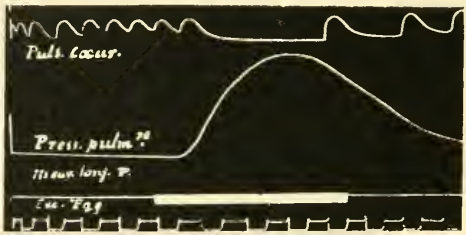


FIG. 42. Effets pulmonaires constricteurs (*Press. pulm.*) avec effets cardio-inhibiteurs (*Puls. cœur*) de l'excitation centrifuge du pneumogastrique *gauche* (*Exc. Pg-g*), sans retrait longitudinal du poumon, dont l'extrémité postérieure est fixée à un levier explorateur (*mouv. long.* P.).

§ 3. Rapports entre la durée des excitations, l'amplitude des réactions pulmonaires et leur durée

1° La durée des excitations appliquées au nerf moteur pulmonaire ne peut manquer d'affecter un rapport étroit avec l'*amplitude* des réactions, jusqu'à un certain maximum que les muscles pulmonaires ne peuvent dépasser : cette amplitude de la courbe correspond, en effet, à la valeur du raccourcissement et celui-ci a une limite. Il ne l'atteint pas d'emblée avec une excitation brève ; et si cette excitation, composée elle-même

d'une série de décharges électriques, se prolonge, il est évident que l'effet des décharges successives s'ajoute à celui des premières stimulations et que le retrait actif du muscle va croissant jusqu'à un maximum qu'il ne dépasse pas.

Ce rapport ressort clairement des deux figures du tableau 43 où, sans atteindre le maximum, les courbes de pression intrapulmonaire (*P. p.*) ont été en augmentant d'amplitude à mesure que les excitations augmentaient de durée 1, 2, 3, 4 A et B. Du moins ces deux séries donnent-elles le sens général du rapport dont il s'agit et qu'on pourrait évidemment détailler davantage si l'on en voulait faire une étude spéciale.

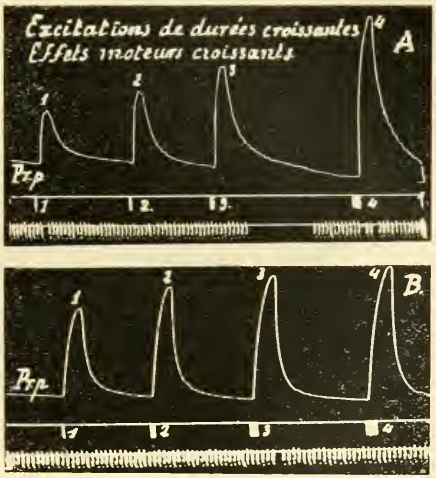


FIG. 43. Les excitations du bout périphérique du pneumogastrique 1-2-3-4 (parties *A* et *B* de la figure) produisent des réactions motrices pulmonaires (*Pr. p.*) dont l'amplitude va croissant proportionnellement à la durée des excitations.

L'intérêt de cette simple mention est surtout relatif à une particularité qui m'a souvent frappé au cours de ces recherches.

1° S'il existe, en effet, une relation évidente entre la durée des excitations et l'*amplitude* des réactions motrices pulmonaires, cette relation semble disparaître quand on compare *la durée* des effets moteurs à la durée des excitations du nerf Pneumogastrique.

2° L'état de contraction du poumon chez le Lézard ocellé semble *ne pouvoir dépasser une assez courte durée* : il n'est sûrement pas proportionné à la durée des excitations. Et ce n'est point que celles-ci soient appliquées un temps assez prolongé pour que le tissu musculaire arrive à la période de fatigue, car,

non seulement quelques secondes y suffisent et surtout, le tissu pulmonaire qui vient de se relâcher malgré la persistance des excitations appliquées à son nerf moteur, est capable de se resserrer à nouveau si de nouvelles excitations interviennent à court délai. En d'autres termes les fibres lisses du poumon semblent se comporter comme des muscles *rythmiques* qui ne sont point aptes à se tétaniser longtemps et chez lesquels des excitations prolongées évoquent des réactions périodiques au lieu de provoquer une contraction soutenue

Quelques exemples préciseront ces faits qui peuvent prendre

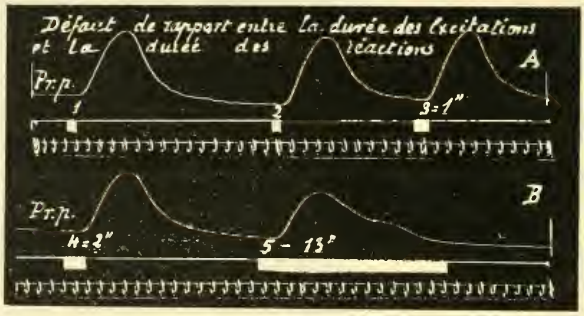


FIG. 44. La durée croissante des excitations appliquées au bout inférieur du pneumogastrique (1/2 seconde, 1 seconde, 2 secondes, 13 secondes) ne correspond pas à une provocation de contraction de plus en plus prolongée (*Pr. p.*) : le tissu de poumon du Lézard ne semble pas capable d'une longue tétanisation.

un véritable intérêt dans l'étude comparative générale du fonctionnement des fibres lisses.

Voici, tout d'abord, un cas simple dans lequel des excitations de courte durée (de 1 seconde), appliquées au bout périphérique du Pneumogastrique (série A, tableau 44), produisent des réactions motrices pulmonaires tout aussi prolongées que des excitations de 2 secondes (Série B4 et presque aussi durables que des excitations de 12 à 13 secondes (série B5).

Comme une conséquence logique de ce défaut de soutien de la contraction pendant une excitation prolongée et comme la manifestation de cette aptitude du poumon à se contracter rythmiquement, nous voyons (fig. 45) se supprimer d'abord,

puis reparaître ensuite sous la forme de contractions périodiques, la réaction motrice initiale provoquée par le début de l'excitation en série prolongée.

Dans l'expérience à laquelle correspond la figure 45, on agit sur le bout inférieur du Pneumogastrique *droit* (qui provoque, comme d'habitude, une réaction motrice pulmonaire bilatérale) ; des excitations induites assez énergiques provoquent dans les deux essais A et B, des contractions rythmiques, à forme ondulatoire malgré la continuité de ces excitations qui durent une quarantaine de secondes dans un cas, une cinquantaine dans l'autre.

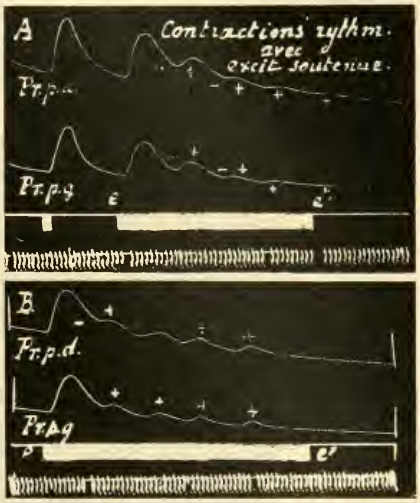


FIG. 45. Les excitations (*e-e*) prolongées pendant 30, 40 secondes du bout périphérique d'un pneumogastrique provoquent dans les poumons des contractions rythmiques (+ + +) au lieu d'un tétanos soutenu (*Pr. p. d.* — *Pr. p. g.*) *A* et *B* (Comp. fig. 44).

Il y aurait, dans cette observation, le point de départ d'une étude intéressante sur la contractilité rythmique du poumon du Lézard, le seul reptile chez lequel nous ayons constaté le fait : chez les autres, en effet, la contraction pulmonaire soutenue se maintient sans oscillations rythmiques pendant la durée des excitations neuro-motrices et longtemps après que ces excitations ont cessé. Sans doute la mise en jeu de cette fonction rythmique est subordonnée à l'action nerveuse périphérique, car nous ne l'avons pas observée avec les excitations directes du tissu pulmonaire.

§ 4. Phénomène de la contraction secondaire consécutive aux excitations d'une certaine durée appliquées au bout périphérique du Pneumogastrique.

Quand on a provoqué la contraction pulmonaire par une série d'excitations d'une certaine durée (de quelques secondes), le poumon se relâche, mais sans être de nouveau sollicité à se resserrer, il exécute spontanément une *contraction secondaire*

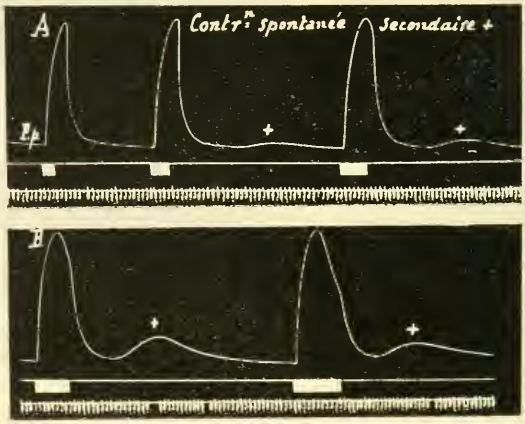


Fig. 46. Apparition d'une contraction secondaire (+) dans le Poumon (*P. p.*) *A* et *B* à la suite d'une excitation prolongée de 5 à 12 secondes du bout périphérique du pneumogastrique (début de contraction rythmique ?) (Voy. fig. 45).

dont la figure 46 fournit quelques exemples. Cette contraction beaucoup moins énergique que celle qui a été électriquement produite, apparaît un temps variable après la précédente et semble constituer le premier acte d'une série de contractions rythmiques semblables à celles dont nous avons donné deux exemples dans la figure 45 (§ 3). Pour que le phénomène apparaisse, il faut que l'excitation centrifuge du Pneumogastrique ait duré un certain temps minimum : on voit, en effet (fig. 46) que la contraction provoquée 1 n'ayant duré que trois secondes n'est pas suivie de contraction secondaire ; que celle-ci commence à apparaître tardivement, à la suite de la contraction 2,

provoquée elle-même par une excitation qui a duré 5 secondes ; que cette réaction s'accentue, dans une certaine mesure, quand les excitations du Pneumogastrique vont elles-mêmes en augmentant de durée (3, 4). Il ne s'agit certainement pas ici d'un acte ondulatoire accidentel, dû par exemple, à une oscillation propre du levier enregistreur, son apparition tardive et variable excluant une telle interprétation; c'est évidemment une contraction active qui se produit ici, comme le résultat de l'emmagasinage et de la restitution des excitations antérieures.

CHAPITRE V

Action motrice croisée de chaque Pneumogastrique sur le Poumon.

Chez le Lézard ocellé (contrairement à ce que nous avons vu chez la Tortue grecque), le Pneumogastrique d'un côté provoque la contraction du poumon opposé en même temps que celle du poumon correspondant.

Cette observation est en désaccord avec l'assertion de Paul Bert (p. 379), assertion qui ne reposait du reste que sur une observation sommaire, mais qui nous engage cependant à légitimer notre proposition.

§ 1. Démonstration du fait de la réaction motrice pulmonaire bilatérale pour une excitation unilatérale du Pneumogastrique.

Nous avons donné déjà, sans en fournir d'interprétation, plusieurs graphiques (fig. 41, 45) montrant le fait lui-même, à savoir que l'excitation appliquée au Pneumogastrique droit et provoquant la contraction du poumon droit détermine en même temps celle du poumon gauche, — et réciproquement.

En voici un nouvel exemple, emprunté à la même série qui a fourni les types des rapports entre la durée des excitations et

la valeur des réactions [§ 3, ch. IV] : ici (fig. 47) on voit l'excitation assez prolongée du bout périphérique du Pneumogastrique *droit* provoquer la double contraction pulmonaire droite *et gauche*, avec les mêmes caractères d'amplitude, de durée et de retard, de part et d'autre.

FIG. 47. L'excitation centrifuge d'un pneumogastrique (*E. Pn. d.*) provoque la contraction du poumon correspondant (*Pr. p. d.*) et celle du poumon opposé (*Pr. p. g.*) (Effet bilatéral croisé).

La valeur égale des deux réactions directe et croisée qui s'observe dans le spécimen de la figure 47, n'est pas de règle absolue : on voit souvent, comme dans la figure 48 prédominer la contraction du poumon qui correspond au nerf excité, résultat qui n'aurait rien d'anormal si l'on suppose dès maintenant que le maximum d'action de chaque Pneumogastrique doit s'exercer par le maximum de filets moteurs directs sur le poumon du même côté. Mais la différence observée ici au profit du poumon recevant l'effet direct du nerf moteur peut suggérer une objection à notre conception d'une action bilatérale croisée : on peut, en effet, supposer que les deux poumons communiquant par la trachée dans laquelle s'ouvre la bronche de chacun d'eux, l'air expulsé du poumon qui subit l'effet direct va élever la pression dans le poumon opposé, sans que la courbe exprimant cette augmentation de pression ait, dès lors, la signification que nous lui donnons; elle ne traduirait ainsi qu'un effet passif dû au re-

FIG. 48. L'effet pulmonaire croisé d'un seul pneumogastrique (*Exc. Pg. g.*) peut être beaucoup moins énergique dans le poumon opposé (*Pr. p. d.*) que dans le poumon correspondant (*Pr. p.. g.*) : d'où possibilité d'un simple effet mécanique par projection dans le poumon opposé de l'air chassé du poumon directement mis en jeu.

foulement de l'air d'un poumon dans l'autre. Cette objection doit être discutée et l'affirmation d'un effet pulmonaire moteur bilatéral légitimée par des démonstrations directes.

§ 2. L'augmentation de la pression dans le poumon opposé ne résulte pas du refoulement de l'air produit par le poumon qui correspond au nerf excité.

1° A l'appui de cette conclusion, indiquons tout d'abord le résultat de l'observation *de visu*. Au lieu de se dilater par augmentation passive de pression intérieure, le poumon opposé à celui sur lequel agit directement le Pneumogastrique, se rétracte visiblement. On sait que, chez le Lézard, la contractilité pulmonaire est des plus actives et que si rien n'empêche de diminuer de volume en se contractant le poumon soumis à une excitation, on le voit se retirer vers la profondeur et s'aplatir d'avant en arrière : c'est ce qui s'observe quand on examine le poumon gauche, par exemple, en excitant électriquement le Pneumogastrique droit.

2° Une démonstration plus décisive est fournie par l'expérience suivante : appliquons sur le sommet d'un poumon une ligature fortement serrée qui le comprime au-dessous du point d'entrée de la bronche et excitons le Pneumogastrique *du même côté* : il est évident que les excitations ne se transmettront pas au poumon correspondant, et que celui-ci restera inerte. Si, dans ces conditions, le poumon opposé présente une augmentation de pression ayant les caractères d'une manifestation de contrac-

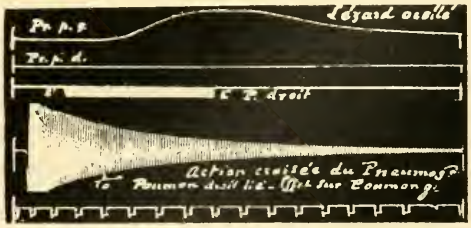


Fig. 49. L'effet pulmonaire croisé persiste malgré la ligature du poumon correspondant au nerf excité (Excitation du pneumogastrique droit, le poumon droit lié à la base ; aucun effet moteur de ce côté (*Pr. p. d.*) ; contraction croisée du poumon gauche (*Pr. p. g.*).

tion, il est clair que les excitations du nerf se seront transmises à ce poumon par des voies d'entrecroisement et que, dès lors, l'action bilatérale ne sera plus douteuse. La figure 49 réalise cette démonstration : l'excitation du Pneumogastrique droit produit la contraction du poumon gauche, le poumon droit étant lié à son extrémité supérieure et la pression y restant invariable, alors qu'elle subit dans le poumon gauche les variations caractéristiques dues à la contraction active.

3° *L'égalité du retard* de chaque contraction directe et croisée

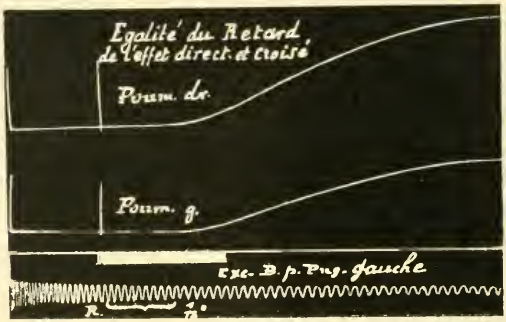


FIG. 50. Retard identique (1 seconde) de la contraction du poumon correspondant au nerf excité (*Poumon gauche, Exc. B. p. Png. gauche*) et de la contraction du poumon opposé (*Poum. dr.*).

constitue encore un argument en faveur de l'action bilatérale active du Pneumogastrique : si, en effet, il s'agissait pour le poumon opposé au nerf excité d'une augmentation passive de pression intérieure, on verrait le début de cet effet mécanique retarder plus ou moins notablement sur celui de la contraction du poumon qui réagit activement et produit la distension par expulsion d'air dans le poumon passif. Or, comme l'ont déjà montré plusieurs exemples, et comme l'établit spécialement la figure ci-contre (fig. 50) le retard est identique de part et d'autre.

Pour ne pas multiplier les spécimens de ce genre, nous relèverons quelques mesures prises dans d'autres expériences.

Excitation du Pneumogastrique gauche.

Retard de la contraction du	*poumon gauche*	— du *poumon droit*
Avec excitations modérées ...	2″	2″
Dans trois essais comparatifs..	2″	2″
	2″	2″
Avec excitations fortes.....	1′ ½	1′ ½
Excitations du Pneumogastrique droit		
Avec excitations modérées ...	1″ ½	1″ ½
	1″ ½	1″ ½
Avec excitations fortes	1″	1″

Dans d'autres expériences, le retard est de 19/20 de seconde de part et d'autre, de 2 secondes dans un autre cas ; en un mot si le retard varie de valeur absolue, il varie exactement de même dans chaque poumon.

4° *Une démonstration anatomique* vient s'ajouter aux précédentes : un mois après la résection d'un Pneumogastrique, on trouve des tubes nerveux dégénérés en quantité notable dans le poumon opposé, signe évident de l'entrecroisement.

Mais, de plus, dans le poumon correspondant au nerf réséqué, apparaissent *des tubes nerveux intacts* provenant évidemment du Pneumogastrique resté normal et qui envoie une partie de ses filets dans le poumon dont le nerf moteur direct est dégénéré : nouvelle preuve de l'entrecroisement.

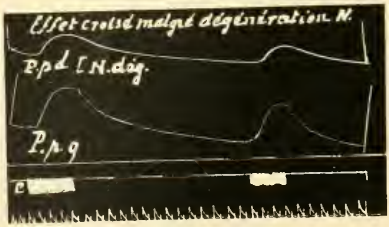


FIG. 51. Le poumon droit (*Pr. p. d.*) dont le nerf moteur est dégénéré, subit la contraction croisée par excitation centrifuge du pneumogastrique gauche qui produit la contraction directe du poumon correspondant (*Pr. p. g.*).

5° Dans ce même poumon dont le Pneumogastrique a subi la dégénération (résection datant de 32 jours), on peut provoquer une contraction encore active en excitant le bout inférieur du Pneumogastrique opposé, demeuré intact jusque là : ce qui concorde avec l'observation anatomique qui précède. La

figure 51 montre cet effet croisé s'exerçant sur le poumon dont le nerf est dégénéré.

Comme corollaire et complément de ce résultat de l'excitation du nerf moteur normal exerçant son effet sur le poumon opposé dont le nerf est dégénéré, on peut montrer que l'excitation directe du tissu de ce même poumon produit une contraction, preuve évidente de la conservation d'action des fibres musculaires grâce aux filets qu'elles reçoivent du nerf intact et malgré la dégénération du nerf correspondant : c'est ce qu'exprime la figure 52 fournie par un essai sur le même sujet qui a donné les courbes de la figure 51.

FIG. 52. L'excitation *e* directement appliquée au poumon droit (*P. d.*) dont le nerf est dégénéré détermine encore la contraction de ce poumon.

Ces diverses démonstrations s'ajoutent pour établir la réalité d'une action bilatérale pulmonaire croisée de chaque Pneumogastrique, conformément à la proposition énoncée en tête de ce chapitre et, contrairement à l'assertion de Paul Bert qui n'admettait qu'une action motrice unilatérale.

CHAPITRE VI

Analyse de la courbe de la contraction pulmonaire produite par excitations directes et par excitations du Pneumogastrique.

Les nombreux exemples que nous avons donnés déjà de la contraction du poumon provoquée par l'excitation directe totale de l'organe ou par l'excitation centrifuge du Pneumogastrique ont montré la similitude, sinon l'identité, de la courbe dans les deux cas.

On peut donc prendre indifféremment l'un ou l'autre type pour l'analyse de la forme de la réaction motrice.

D'autre part les détails dans lesquels nous sommes entrés à propos du même sujet dans notre étude de la courbe pulmonaire chez la Tortue, nous dispensent d'insister de nouveau sur les conditions d'une observation précise et sur les causes d'erreur qui doivent être évitées.

C'est donc une analyse assez sommaire que nous devons présenter ici.

§ 1. Evolution générale de la courbe de contraction

La figure 53 fournie par une expérience dans laquelle les deux poumons ont été soumis à une excitation simultanée avec des

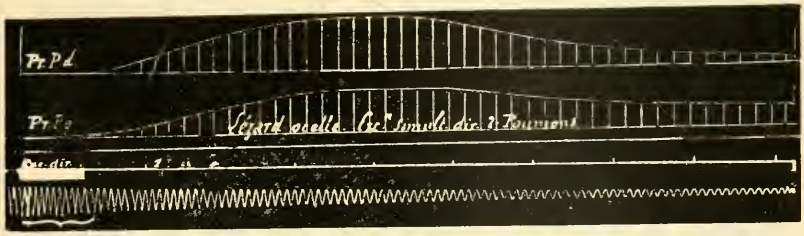


Fig. 53. Evolution générale de la courbe de contraction des deux poumons (*Pr. p. d.* et *Pr. p. g.*) soumis à des excitations directes simultanées. Retard identique 1'' 2/10 ; même durée de contraction croissante (3 secondes 2/10) pour une excitation ayant duré 1'' 1/10 (construction de la courbe avec ordonnées à intervalles de 2/10'').

électrodes induites bifurquées, donne une idée générale de la courbe, et peut être rapprochée d'autres figures semblables déjà présentées au cours de ce travail.

On y voit qu'une série d'excitations induites directement appliquées aux deux poumons a provoqué, avec un retard égal de 12/10 de seconde, soit de 1 seconde et 2 dixièmes, la contraction du poumon droit et celle du poumon gauche.

L'aire de chaque courbe étant divisée en tranches équivalentes de 2/10 de seconde, on peut suivre la marche de la contraction croissante et décroissante de part et d'autre.

On constate ainsi que chaque poumon a atteint en 3 secondes environ son maximum de contraction pour une série d'excitations ayant duré un peu plus de 1 seconde ; ce maximum s'est

maintenu une seconde environ, puis la chute de la courbe s'est opérée lentement, le niveau primitif étant encore loin d'être atteint 5 secondes après (le poumon gauche du reste, semblant se relâcher ici moins rapidement que le poumon droit).

C'est donc, dans ce cas, comme dans tous les autres, une période de décontraction plus lente que la période de contraction, le rapport entre ces deux durées se montrant fort variable.

Le type est identique avec l'excitation centrifuge d'un Pneumogastrique produisant une contraction pulmonaire bilatérale. (Voy. ch. II, f. 28).

Il suffit de se reporter aux figures 30, 32, 33, 37, 38, 39, 40, 42, 53, pour constater, malgré la diversité des apparences, (les courbes ayant été recueillies avec des vitesses différentes de rapidité de l'enregistreur), une parfaite uniformité du type, qu'il s'agisse d'excitations directement appliquées au poumon ou transmises par le Pneumogastrique. On trouve dans de nombreux graphiques des types de contraction pulmonaire complète, le maximum étant atteint, par exemple, en 5 secondes et la courbe rejoignant l'abscisse 15 secondes après le début de son abaissement : on a ici une mesure comparative de la durée des deux périodes qui sont entre elles comme 1 est à 3.

§ 2. Retard du début de la contraction sur l'excitation

Après s'être assuré que la première excitation d'une série est efficace (*Voy. Discussion détaillée. Tortue*) on peut calculer, sur des courbes accompagnées d'une division appropriée du temps, la valeur du retard du début de la contraction sur celui de l'excitation.

Mais, comme il s'agit là encore de retards importants, rarement inférieurs à une seconde, on peut, dans tous les cas, en employant des excitations de force moyenne, éviter toute erreur notable, en rapprochant les excitations, 30 à 40 par seconde par exemple. Il en serait tout autrement, bien entendu, s'il

s'agissait des muscles striés du même animal, dont la réaction est relativement rapide (retard moyen 1/20″).

Or, en principe, le retard de la contraction du poumon est sensiblement égal, que l'excitation porte sur le poumon lui-même ou sur le Pneumogastrique ; s'il se présente une différence, c'est plutôt le retard de la contraction sur l'excitation directe qui se montre un peu plus grand (de 1 à 2 dixièmes de seconde).

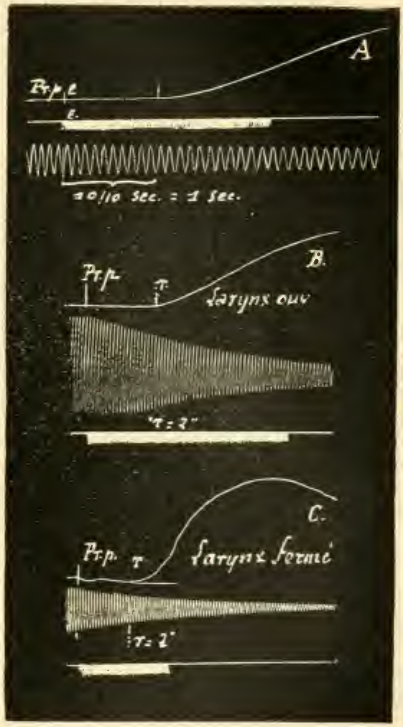


Fig. 54. Retard variable de la contraction du poumon sur le début d'une série d'excitations efficaces (1 seconde en *A*, 2 secondes en *B* et *C*.).

Dans le tableau ci-joint (fig. 54) nous avons fait figurer les deux limites minima et maxima ordinaires du retard de la contraction pulmonaire sur l'excitation du Pneumogastrique : en A, c'est le retard normal de 1 seconde, en B et en C c'est le retard maximum, observé ici chez deux animaux épuisés par une expérience de longue durée : en B le larynx est libre, en C la trachée est fermée : de part et d'autre on compte deux secondes de retard.

Ce n'est point à dire que le retard ne puisse se réduire ou s'exagérer : nous l'avons vu tomber à 5/10 de seconde chez le Lézard soumis pendant plusieurs heures à l'action du soleil dans une caisse en verre au voisinage d'une fenêtre ; nous l'avons vu, réciproquement, s'élever à 2 secondes 1/2 et même 3 secondes chez des animaux dont le poumon était resté exposé

à une température relativement basse de 10° dans le laboratoire.

Mais on peut dire qu'en moyenne le retard normal est de 1 seconde, alors que chez la Tortue, comme nous l'avons vu, ce retard ne tombe guère au-dessous de deux secondes et peut s'élever à 4 ou 5 secondes.

Voici, du reste, quelques chiffres relevés dans plusieurs expériences sur des animaux différents, tous vigoureux et récemment capturés, pendant les mois de juin et juillet 1907, la température du Laboratoire ne variant guère et se maintenant entre 15 et 16°.

I (12 juin 1907). Grand Lézard ocellé, 2 poumons exposés, soumis à l'exploration de la pression intérieure :

Retard sur l'*excitation directe* d'un poumon : moyenne constante 1 " dans 9 essais pratiqués de 1/4 d'heure à 1/2 heure d'intervalle, avec des excitations induites équivalentes.

II. Grand Lézard, mêmes conditions (14 juin 1907) : retard moyen de la contraction sur l'excitation directe : 1 seconde 1/2 (5 essais).

Chez le même animal, le retard de la contraction sur l'excitation du Pneumogastrique gauche a varié au cours de l'expérience dans 8 essais espacés de 1 seconde à 2 secondes, sans que les dernières excitations aient été suivies d'un retard plus notable que les premières.

Le retard sur l'excitation du pneumogastrique droit, de 1 seconde dans 3 essais, n'a pas dépassé 1 seconde 1/2 sur le même sujet.

III (17 juin 1907). 3e sujet, mêmes conditions. Les retards relevés sur les feuilles successives ont montré les variations suivantes.

Bout périphérique du pneumogastrique gauche : 1'' — 1'' — 1'' 1/4 — 1'' — 1'' — 2 secondes — 2'' — 1'' 1/2 — 1' 1/2.

Bout périphérique du pneumogastrique droit : 1' 1/2 — 1'' 1/2 — 1''.

Chez le même animal l'excitation directe du poumon a produit la contraction avec un retard de 2 secondes, par conséquent de beaucoup supérieur au retard maximum observé avec le pneumogastrique.

IV (19 juin 1907). 4e sujet, mêmes conditions.

Retard moyen de la contraction sur l'excitation du pneumogastrique : 1''.

Retard sur l'excitation pulmonaire directe : 12/10, 11/10, 13/10, par conséquent, dans ce cas encore, comme dans le cas n° III (et dans plusieurs autres) le poumon a réagi moins rapidement aux excitations directes qu'aux excitations du nerf moteur.

Il est inutile de multiplier ces relevés et de transcrire ici les mesures prises dans presque toutes nos expériences : ceci suffit à donner la moyenne du retard qui est de 1 seconde à 1'' 1/2 sur l'excitation du pneumogastrique et souvent un peu plus notable sur l'excitation directe.

CHAPITRE VII

Effets aspiratifs péripulmonaires de la contraction des poumons.

§ 1. Rappel exercé par un poumon pendant sa contraction sur le poumon opposé, la cavité thoraco-abdominale étant fermée.

L'aspiration exercée autour de lui par le poumon du Lézard, pendant sa contraction, trouve à se satisfaire plus facilement

que chez la Tortue, en raison de la souplesse des parois chez le Lézard. Chez la Tortue le maximum d'effet aspiratif se produit, comme nous l'avons indiqué, dans la cavité viscérale limitée par des parois rigides ; chez le Lézard, un retrait énergique du poumon fait sentir son influence sur la paroi costale qui cède facilement à l'appel intérieur et peut même entraîner la paroi abdominale avec laquelle elle est en continuité. Nous allons retrouver ce double effet dans l'examen de certaines manifestations paradoxales du retrait pulmonaire.

En raison même de la dispersion de ses effets aspiratifs et

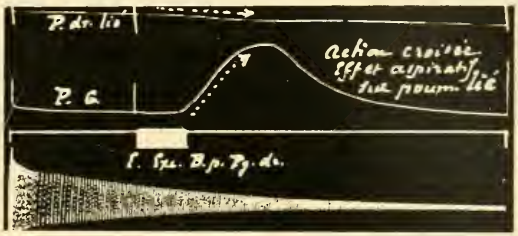


FIG. 55. Aspiration exercée sur le poumon opposé soustrait à l'action nemo-motrice (*P. dr.* lié par le poumon opposé qui se contracte (*P. G.*) en subissant l'effet moteur croisé du pneumogastrique droit (*Exc. B. p. Pg. dr.*).

de la facilité avec laquelle ces effets s'exercent sur les parois costales, la contraction d'un poumon ne produit pas un rappel très actif sur la paroi du poumon opposé : cependant l'effet existe et peut se démontrer par la comparaison de la pression dans les deux poumons, l'un réagissant aux excitations du Pneumogastrique, l'autre étant rendu passif par la ligature appliquée à son sommet et chacun d'eux étant en rapport par une canule intérieure avec un tambour enregistreur.

C'est ce que montre l'exemple ci-dessus (fig. 55) emprunté, à une série sur laquelle nous avons déjà insisté, à celle des effets moteurs croisés de chaque Pneumogastrique (V. ch. V).

Disons seulement que dans ce spécimen le poumon gauche se contractant exerce, dans la cavité du poumon droit une aspiration modérée, mais évidente.

§ 2. Effets de la rétraction active du poumon sur les parois thoraco-abdominales

La contraction du poumon rappelle énergiquement les parois souples qui l'entourent vers le centre de la cavité thoraco-abdominale : on enregistre facilement cet effet mécanique aspiratif en appliquant sur la paroi costale ou abdominale un palpeur indifférent qui en suit les mouvements et les transmet à un tambour inscripteur (fig. 56).

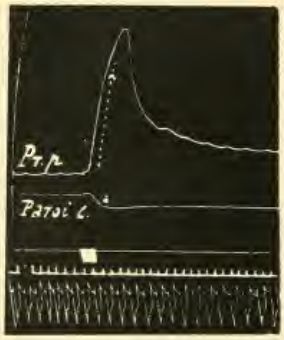


Fig. 56. Aspiration exercée sur la paroi costale souple (*Paroi C.*) par le poumon qui se contracte (*Pr. p.*) sous l'influence de l'excitation du pneumogastrique.

Dans cet état de retrait actif du poumon provoqué par l'excitation centrifuge de ses nerfs moteurs, c'est la paroi qui obéit au poumon au lieu de commander à ses mouvements, comme elle le fait dans le fonctionnement respiratoire rythmique (1).

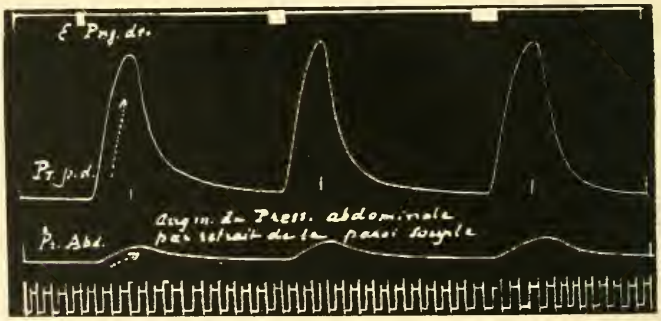


Fig. 57. Augmentation de la pression abdominale (*Pr. abd.*) par le fait du retrait costal sous l'influence de la contraction pulmonaire (*Pr. p. d.*) provoquée par les excitations du pneumogastrique (*E. Png. dr.*).

Cette paroi cède à l'aspiration dans la mesure de sa souplesse : il en résulte que, contrairement à la théorie et à la conception

(1) Cet effet aspiratif du poumon contracté s'observe au maximum chez le Caméléon qui s'applatit parfois jusqu'à amener au contact les parois opposées.

à priori, la pression s'élève dans la cavité thoraco-abdominale sous l'influence du retrait actif du poumon, bien entendu si

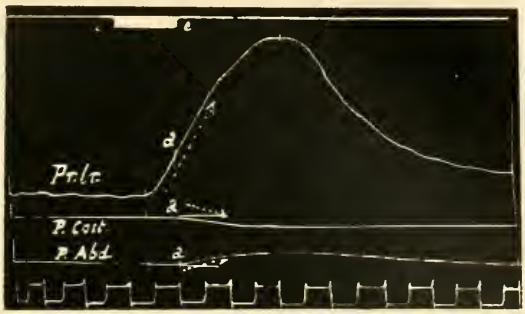


FIG. 58. Exploration combinée de l'action motrice pulmonaire (*Pr. tr.*) de l'excitation *ee* du pneumogastrique et de ses effets sur la paroi costale (*P. cost.*) et sur la pression abdominale (*P. abd.*) (*Position dorsale*).

la paroi cède sans résistance : c'est le cas ordinaire chez l'animal restant passif, quand la paroi n'oppose aucune résistance à l'attraction qu'elle subit (fig. 57).

En combinant l'exploration des mouvements de la paroi costale souple et celle de la pression abdominale, on obtient (fig. 58) la démonstration d'ensemble dont les figures précédentes donnaient une idée partielle.

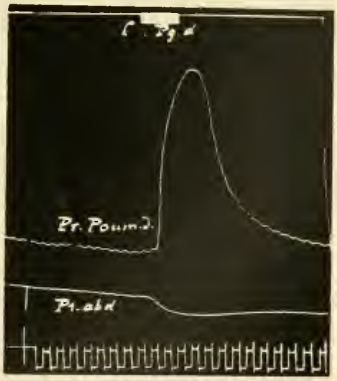


FIG. 59. Dépression abdominale (*Pr. abd.*) produite par le retrait actif du poumon (*Pr. opum. d.*) quand la paroi thoraco-abdominale est rendue résistante par la contraction provoquée dans les muscles (*Position dorsale*).

Si, au contraire, la paroi présente une certaine résistance, quand, par exemple, on la rend rigide par une excitation électrique simultanément appliquée aux muscles respiratoires externes et au bout périphérique du nerf moteur pulmonaire, on voit apparaître l'effet prévu de l'aspiration exercée par le retrait du poumon dans la cavité où il exerce une aspiration :

ici cette aspiration ne s'exerce plus efficacement sur une paroi obéissante ; elle se manifeste dès lors par une dépression péripulmonaire, dans la cavité viscérale, comme chez la Tortue.

C'est le cas réalisé dans l'expérience correspondant à la figure 59 ; c'est aussi, comme on le sait, le fait qui se produit chez les animaux dont les parois sont normalement résistantes, chez les mammifères adultes, chez l'homme.

§ 3. Le retrait actif du poumon peut s'accompagner de dilatation du thorax

Il se présente cependant des cas dans lesquels contrairement à ce qui précède et aux prévisions logiques, la paroi costale au lieu de s'infléchir vers le centre de la cavité, est refoulée au dehors pendant que le poumon se resserre : cet effet paradoxal, parce qu'imprévu, est indiqué dans la figure suivante sous deux aspects différents, en raison de la vitesse plus grande de l'appareil enregistreur dans la partie B.

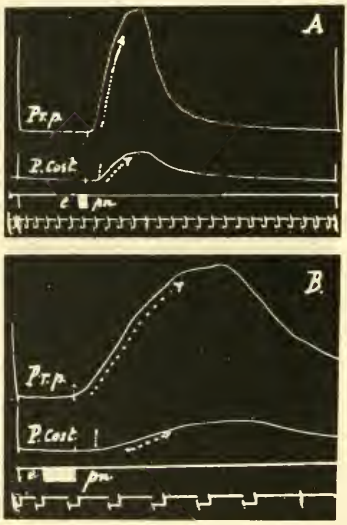


Fig. 60. Cas de projection en dehors de l'éventail costal (*P. cost.*) avec contraction active du poumon (*Pr. p.*). Retard de l'effet costal sur l'effet pulmonaire direct de l'excitation *e pn.*) du pneumogastrique. (*A* et *B*, courbes recueillies avec des vitesses différentes) (*Position ventrale*).

On constate (fig. 60) que la paroi thoracique *P. Cost.* munie à sa partie postérieure d'un palpeur indifférent qui en suit passivement les déplacements, se projette en dehors pendant que le poumon (*Pr. p.*) se resserre.

Or, dans ce cas paradoxal nous constatons que contrairement aussi au cas que nous avons considéré comme normal (§ 2, fig. 57 et fig. 58) la paroi

abdominale antérieure se déprime au lieu de se soulever comme précédemment. Il semble qu'ici les rôles soient renversés et que ce soit la paroi de l'abdomen, rappelée par le retrait pulmonaire qui entraîne la paroi costale (fig. 61).

D'où peut venir cette différence en apparence radicale dans les effets du retrait actif du poumon sur l'éventail costal ?

Dans une série la paroi thoracique est rappelée vers le centre de la cavité ; dans l'autre, c'est le contraire. Et cependant l'effet mécanique de la rétraction du poumon ne peut manquer d'être le même de part et d'autre.

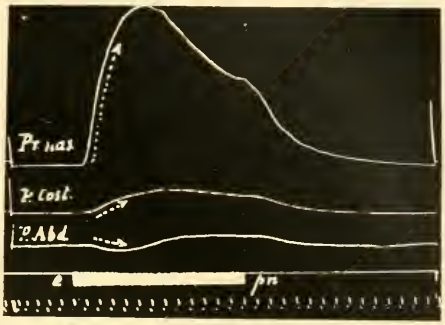


FIG. 61. Comparaison des effets pariétaux abdominaux (*P. abd.*) et des effets costaux (*P. cost.*) de la contraction pulmonaire (*Pr. nas.*) produits par l'excitation du pneumogastrique (*e pn.*) (*Position ventrale*).

La seule explication qui nous apparaisse pour le moment est que dans la première série l'animal est en position ventrale ; sa paroi thoracique est libre, sa paroi abdominale presque complètement fixe : l'effet costal est alors au maximum. Dans la seconde série le sujet est en position dorsale, la paroi thoracique moins libre et au contraire la paroi abdominale devenue supérieure dans un état de flaccidité complète : il est probable que, dans cette condition, elle cède facilement à l'aspiration du poumon sous-jacent qui se rétracte et agit alors sur la paroi costale en refoulant au-dessous d'elle les viscères abdominaux.

L'étude des actes mécaniques de la respiration chez les animaux supérieurs nous fournit des faits analogues, des différences dans le sens de l'intervention des parois abdominales suivant la position des sujets.

ARCHIVES DE ZOOLOGIE EXPÉRIMENTALE ET GÉNÉRALE
4e Série, Tome X, p. 617 à 659, pl. XVI à XVIII.
28 Avril 1909

ANNÉLIDES POLYCHÈTES

RECUEILLIS A PAYTA (PÉROU)

PAR M. LE Dr RIVET
Membre de la Mission géodésique de l'Équateur
PAR
CH. GRAVIER

TABLE DES MATIÈRES

Pages
INTRODUCTION 618
I. Famille des SYLLIDIENS Grube.
Syllis palifica Ehlers ; pl. XVI, fig. 1 621
II. Famille des HÉSIONIENS Grube.
Podarke pugettensis Johnson ; pl. XVI, fig. 2-7 622
III. Famille des PHYLLODOCIENS Grube.
Phyllodoce parvula Gravier ; pl. XVI, fig. 8-10 624
Eulalia personata Gravier ; pl. XVI, fig. 11-14 626
IV. Famille des NÉRÉIDIENS Quatrefages.
Nereis acutifolia Ehlers 628
Pseudonereis gallapagensis Kinberg ; pl. XVI, fig. 15-20 629
V. Famille des EUNICIENS Grube.
Marphysa corallina Kinberg 633
Marphysa Schmardai Gravier ; pl. XVII, fig. 21-28 634
Marphysa sp. ? 636
Lumbriconereis tetraura Schmarda ; pl. XVII, fig. 29-30 637
VI. Famille des PALMYRIENS.
Chrysopetalum Riveti Gravier ; pl. XVII, fig. 31-34 638
VII. Famille des CIRRATULIENS Carus.
Audouinia polytricha Schmarda ; pl. XVII, fig. 35-36 641
Heterocirrus sp ? Pl. XVII, fig. 37-38 642
Dodecaceria opulens Gravier ; pl. XVII, fig. 39-45 643
VIII. Famille des SPIONIDIENS Sars.
Polydora sp. ? Pl. XVIII, fig. 46-48 645
IX. Famille des ARICIENS And. et Edwards.
Scoloplos Grubei Gravier ; pl. XVIII, fig. 49-57 646
X. Famille des FLABELLIGÉRIENS Saint-Joseph.
Stylarioides capensis Mac Intosh ; pl. XVIII, fig. 58-59 649
XI. Famille des SABELLARIENS Saint-Joseph.
Sabellaria Fauveli Gravier ; pl. XVIII, fig. 60-69 650
XII. Famille des SERPULIENS Burmeister.
Branchiomma Roulei Gravier ; pl. XVIII, fig. 70-77 655

INTRODUCTION

Les Annélides Polychètes qui font l'objet de ce mémoire ont été recueillis par M. le Dr Rivet, Membre de la Mission géodésique de l'Equateur, durant un court séjour qu'il fit à Payta (Pérou) au début de 1906. Parmi les 19 espèces rapportées de cette région, 8 sont nouvelles ; quelques-unes n'ont pu être déterminées spécifiquement, parce qu'elles ne sont représentées que par quelques spécimens — ou même un seul — mutilés ou trop jeunes. La plupart des autres ont déjà été trouvées sur la côte ouest de l'Amérique du Sud et là seulement; plusieurs d'entre elles ont une aire de répartition très grande. Les 19 espèces en question appartiennent à 16 genres qui se rangent dans 12 familles, comme l'indique la liste suivante, dans laquelle les espèces nouvelles sont en italiques :

I. — Syllidiens

Syllis palifica Ehlers.

II. — Hésioniens

Podarke pugettensis Johnson.

III. — Phyllodociens

Phyllodoce parvula Gravier.
Eulalia personata Gravier.

IV. — Néréidiens

Nereis acutifolia Ehlers ;
Pseudonereis gallapagensis Kinberg.

V. — Euniciens

Marphysa corallina Ehlers.
Marphysa Schmardai Gravier.
Marphysa sp. ?
Lumbriconereis tetraura Schmarda.

VI. — Palmyriens

Chrysopetalum Riveti Gravier.

VII. — Cirratuliens

Audouinia polytricha Schmarda.
Heterocirrus sp. ?
Dodecaceria opulens Gravier.

VIII. — Spionidiens

Polydora sp. ?

IX. — Ariciens

Scoloplos Grubei Gravier.

X. — Flabelligériens

Stylarioides (Trophonia) capensis Mac Intosh.

XI. — Sabellariens

Sabellaria Fauveli Gravier.

XII. — Serpuliens (Sabellides)

Branchiomma Roulei Gravier.

Payta est située sur la côte péruvienne au 5e degré environ de latitude sud, en pleine zone torride, par conséquent. Il est hors de doute que la liste précédente ne correspond qu'à une faible partie de la faune annélidienne de cette contrée. Ehlers (1) mentionne l'existence de 77 espèces sur la côte ouest sud-américaine , en dehors de la région magellanique. Les familles dont les noms suivent et dont certaines formes vivent sur cette côte, sont complètement absentes dans la collection faite par M. le Dr Rivet :

1° Amphinomiens ;
2° Aphroditiens ;
3° Pisioniens ;

(1) E. Ehlers, Die Polychæten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. (Berlin, Weidmannsche Buchhandlung, 1901).

4° Nephthydiens ;
5° Glycériens ;
6° Ophéliens ;
7° Arénicoliens ;
8° Scalibregmiens ;
9° Ammochariens ;
10° Ampharétiens ;
11° Amphicténiens ;
12° Térébelliens.

En revanche, la famille des Palmyriens n'avait aucun représentant connu jusqu'ici sur la côte occidentale de l'Amérique du Sud ; dans la collection de M. le Dr Rivet, se trouve une espèce nouvelle du genre *Chrysopetalum* Ehlers. Johnson (1) a décrit récemment parmi les Annélides de la côte pacifique des Etats-Unis le *Chrysopetalum occidentale* qui diffère peu du *Chrysopetalum debile* Grube.

Presque toutes les espèces déjà décrites et rapportées par M. le Dr Rivet ont été signalées sur la côte ouest de l'Amérique du Sud ; la plupart ne sont connues que là. Quelques-unes cependant s'étendent dans le Pacifique : c'est ainsi que la *Syllis palifica* Ehlers a été recueillie sur les côtes du Chili et à Juan Fernandez ; la *Marphysa corallina* Ehlers vit au Chili, au Pérou, à Juan Fernandez, à Honolulu, aux îles Chatham. Une autre espèce, le *Podarke pugettensis* Johnson a été récoltée en premier lieu dans la région de Puget Sound, en Californie, à une latitude relativement élevée, par conséquent, dans l'hémisphère nord. Enfin le *Stylarioides* (*Trophonia*) *capensis* Mac Intosh a une aire de distribution fort vaste : on le connaissait jusqu'ici au Cap, dans la Mer Rouge ; il existe aussi sur les côtes du Pérou.

(1) H.-P. Johnson, A. Preliminary Account of the marine Annelids of the Pacific Coast with description of new species, (*Proceed. of the Calif. Acad. of Sc.*, 3d Ser., Vol. I, 1897, n° 5, p. 161, pl. V. fig. 15-16, pl. VI, fig. 17-19).

I. — FAMILLE DES SYLLIDIENS GRUBE

Genre Syllis Savigny

Syllis palifica Ehlers

Pl. XVI, fig. 1

E. Ehlers, Die Anneliden der Sammlung Plate, (*Zool. Jahrb. Suppl. Fauna chilensis*, II, 1901, p. 257.)

E. Ehlers, Die Polychæten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. (Berlin, Weidmannsche Buchhandlung, 1901, p. 88, Taf. IX, fig. 8-16.)

Trois exemplaires de cette espèce ont été recueillis par M. le Dr Rivet. Le plus grand mesure 24 mm. de longueur et possède 129 segments sétigères. On n'observe sur ces animaux conservés, de forme très grêle, aucune pigmentation, sauf dans la partie antérieure du corps où l'on voit, sur la face dorsale, des lignes transversales de fines ponctuations.

Les premiers segments du corps sont pourvus uniquement de soies composées dont la serpe, de longueur diminuant du sommet à la base du faisceau, est recourbée au sommet, avec une ciliation longue et fine sur son bord concave. En arrière, on trouve, à côté des soies précédentes, des soies simples, beaucoup plus robustes et terminées par deux pointes divergentes (pl. XVI, fig. 1). Comme l'a fait remarquer Ehlers, on reconnaît très bien la trace plus ou moins accusée de la ligne de soudure de la hampe et de la serpe. Les cirres dorsaux se raccourcissent et se renflent en massue dans la partie postérieure du corps. Chez aucun des trois exemplaires, on ne voit de signes d'épitoquie.

D'après Ehlers, cette espèce est voisine de la *Syllis gracilis* Grube (1). Elle s'en distingue par le plus grand nombre d'articles aux cirres tentaculaires et par les soies. Elle ressemble beaucoup aussi à la *Syllis longissima* Gravier (2) ; elle se con-

(1) Ed. Grube, Actinien, Echinodermen und Würmer des Adriatischen und Mittelmeeres 1840, p. 77.

(2) Ch. Gravier, Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la mer Rouge. (*Nouv., Arch. du Mus. d'hist. natur.*, 4e série T. II, fasc. II, 1900, p. 154, pl. IX, fig. 7.)

fond peut-être même avec cette dernière. Ehlers se demande si elle ne serait pas la forme naine de l'espèce dont la *Syllis longissima* serait la forme géante et si les différences de taille ne seraient pas en rapport avec les différences dans les conditions d'existence sur les côtes du Chili et sur celles de la Mer Rouge. Mais le fait que cette espèce se trouve également, avec la même taille qu'au Chili, en pleine zone torride, à Payta, affaiblit la valeur de l'hypothèse.

La *Syllis palifica* a été récoltée à Iquique, Taltal, Punta Guesa, Calbucco (Chili), à Juan Fernandez et à Payta (Pérou).

II. — FAMILLE DES **HÉSIONIENS** GRUBE

Genre **Podarke** Ehlers.

Podarke pugettensis Johnson

Pl. XVI, fig. 2-7

H. P. JOHNSON, The Polychæta of the Puget Sound Region. (*Proc. Boston Soc. Nat. hist.* vol. 29 1901, p. 397, Pl. 3, fig. 23-25.)

Cet Hésionien est représenté par deux exemplaires dans la collection du Dr Rivet. Le seul exemplaire complet mesure 8,5 mm. de longueur ; la plus grande largeur, un peu en avant du milieu du corps est de 1,2 mm. pour le corps seul, de 2,3 mm. avec les parapodes. Le nombre des sétigères est de 36.

Le second exemplaire est incomplet et en assez médiocre état de conservation ; la longueur est de 8 mm. ; le nombre des segments sétigères est de 28; la partie postérieure du corps manque.

Le prostomium a une forme arrondie, un peu plus large que long (pl. XVI, fig. 2). L'antenne médiane, large et courte, s'insère sur un article basilaire, un peu en arrière des deux antennes latérales qui sont plus longues, mais ont la même forme en massue. Fixé ventralement et un peu extérieurement à celles-ci, il existe de chaque côté un palpe biarticulé; l'article basilaire est large ; le terminal est en massue. Le prostomium est

pourvu en outre de deux paires d'yeux ; les postérieurs sont circulaires et n'ont pas de lentille apparente ; les antérieurs, plus grands, un peu en avant et en dehors des précédents, avec une encoche profonde correspondant au cristallin.

Sur la face ventrale (pl. XVI, fig. 3), on observe la partie basilaire des palpes et le bord postérieur de l'orifice buccal, avec ses festons assez réguliers. On n'aperçoit, par transparence, aucune armature à la trompe.

Le corps est déprimé Les trois premiers segments qui ne sont pas nettement séparés les uns des autres et plus courts que les suivants portent chacun une paire de cirres tentaculaires de chaque côté ; la première paire est moins développée que les deux autres qui ont sensiblement la même longueur ; l'exemplaire incomplet n'a conservé que les articles basilaires de ces appendices. Le quatrième segment est le premier sétigère. Les parapodes sont, comme chez les Hésioniens en général, fort saillants et les soies sont très longues.

Le cirre dorsal, dans la région moyenne du corps, a des dimensions plus grandes que les cirres tentaculaires (pl. XVI, fig. 4). L'article basilaire qui le porte possède, à sa base, une rame supérieure rudimentaire composée, en général, de trois soies capillaires extrêmement ténues, et soutenue par un acicule grêle; ce dernier fait un angle aigu avec celui qui consolide la rame inférieure beaucoup plus développée. Le mamelon sétigère présente à son extrémité distale une pointe mousse dans l'axe de laquelle pènètre l'acicule. Un court cirre ventral s'insère sur le mamelon, extérieurement par rapport à la base du cirre dorsal.

Les soies de la rame supérieure (pl. XVI, fig. 5), extrêmement fines, un peu arquées, se bifurquent dans leur portion terminale ; l'une des branches est plus développée que l'autre. De telles soies sont plutôt rares chez les Annélides Polychètes ; il en existe de plus ou moins semblables chez certaines espèces de Nephthydiens, d'Ariciens et de Scalibregmiens.

Les soies de la rame inférieure, de beaucoup plus nombreuses,

s'étalent en un large éventail ; elles sont composées et très grêles. La hampe est très hétérogomphe ; elle ne porte, au voisinage de l'articulation, que de fines stries longitudinales ; dans la région basilaire des plus fortes, on voit des stries transversales assez serrées. La serpe a une longueur très variable; elle est très longue dans la partie moyenne du faisceau (pl. XVI, fig. 6), courte à la partie inférieure du même (pl. XVI, fig. 7). On trouve tous les intermédiaires entre ces deux types extrêmes. Ces serpes se recourbent à leur sommet, au-dessous duquel on observe une petite pointe très fine.

L'Hésionien décrit ci-dessus doit être identifié avec le *Podarke pugettensis* décrit par H.-P. JOHNSON. Cet auteur ne parle pas de la forme spéciale des soies de la rame supérieure. Il est à remarquer que Puget Sound est située à 47° environ de latitude nord, c'est-à-dire sensiblement à la latitude de Saint-Nazaire. Le plus grand des exemplaires étudiés par JOHNSON avait 25 mm., de longueur, 3,8 mm. de largeur, c'est-à-dire des dimensions très supérieures à celles des individus rapportés de Payta et qui sont sans doute des jeunes.

III. — FAMILLE DES **PHYLLODOCIENS** GRUBE (**char. emend.**)

Genre **Phyllodoce** Savigny.

Phyllodoce parvula Gravier

Pl. XVI, fig. 8-10

CH. GRAVIER, sur les Annélides Polychètes rapportés par M. le Dr Rivet, de Payta (Pérou). (*Bull. du Mus. d'hist. natur.*, T. XIII, 1907, p. 527.)

M. le Dr Rivet n'a recueilli qu'un seul exemplaire en assez bon état de ce Phyllodocien ; bien des cirres dorsaux se sont détachés de l'animal. Il s'agit ici d'une forme jeune ou de très petite taille. La longueur du corps est de 6,3 mm. ; la largeur totale, de 0,70 mm. ; celle du corps seul, de 0,55 mm. Le nombre des sétigères est de 41.

La coloration de l'animal conservé est d'un jaune clair ; tous les appendices, antennes, cirres tentaculaires, cirres dorsaux sont d'un jaune brun foncé très vif. La séparation des segments n'est pas très accusée.

Le prostomium (pl. XVI, fig. 8), plus large que long, arrondi en avant, n'est pas nettement délimité en arrière. Les deux paires d'antennes, en forme de massue, sont très développées ; elles sont fortement renflées au-dessus de leur point d'insertion. Les cirres tentaculaires, de plus grande taille, ont la même apparence que les antennes ; ils sont relativement assez courts. Les deux paires paraissent être insérées sur deux segments consécutifs.

Le cirre dorsal est cordiforme. Le mamelon sétigère porte un faiseau de soies fort petites, disposées en éventail. Ces soies (pl. XVI, fig. 9) ont une hampe renflée au sommet qui présente une échancrure profonde. L'arête assez courte est étirée en une pointe très grêle à son extrémité libre ; on remarque une serrature à peine indiquée sur le bord de l'arête correspondant au sommet bifide.

Les cirres anaux, (pl. XVI, fig. 10) sont de forme plus allongée que les cirres dorsaux et de dimensions supérieures à celles des plus grands de ceux-ci.

La trompe qui n'est pas visible par transparence n'a malheureusement pu être étudiée.

Ce Phyllodocien de Payta n'est pas sans analogie avec la forme napolitaine décrite par Claparède sous le nom d'*Anaitis pusilla* (1), remarquable par sa faible taille et le petit nombre de ses segments : un mâle adulte long de 28 mm. n'avait que 28 segments. Ici les antennes et les cirres tentaculaires ont une forme plus trapue et ne sont pas terminés en une longue pointe effilée comme dans l'espèce de Claparède. La répartition des cirres tentaculaires n'est pas la même non plus.

(1) Ed. Claparède, Annélides Chétopodes du golfe de Naples. Supplément. (*Mémoires de la Soc. de Phys. et d'hist. natur. de Genève*, T. XX, 1869-70, p. 460, pl. IX, fig. 5.)

L'espèce de Payta se rapproche aussi, à certains points de vue, notamment par les caractères de soies et par ceux des cirres dorsaux de la *Phyllodoce rubiginosa* Saint-Joseph (2).

Genre **Eulalia** Œrsted.

Eulalia personata Gravier

Pl. XVI, fig. 11-14

CH. GRAVIER, sur les Annélides Polychètes rapportés par M. le Dr Rivet de Payta (Pérou) (*Bull. du Mus. d'hist. natur.*, T. XIII, 1907, p. 528.)

La collection du Dr Rivet possède trois exemplaires de cette espèce nouvelle. Le seul complet mesure 25 mm. de longueur, 1,2 mm. de largeur totale, 0,7 mm. pour le corps seul ; il compte environ 110 segments ; les derniers, très serrés, en voie de développement sont difficiles à distinguer les uns des autres. L'un des deux autres exemplaires, de plus grande taille, a 28 mm. de longueur, 2 mm. de largeur totale et 108 sétigères ; la partie postérieure manque. Le troisième exemplaire est une forme jeune.

L'exemplaire complet est d'un jaune d'ocre assez vif virant au vert chez l'individu incomplet de plus grande taille. Sur la face dorsale, chaque segment présente deux bandes transversales de teinte sombre : les intervalles limités par les bandes sont légèrement pigmentés. Ces lignes sombres sont, dans la partie antérieure du corps, étroites et largement séparées l'une de l'autre ; elles s'élargissent sensiblement dans la partie postérieure. Les cirres dorsaux conservent dans toute la longueur du corps une teinte jaune plus vive que ce dernier.

Le prostomium (pl. XVI, fig. 11), presque aussi long que large, a une forme triangulaire ; le sommet antérieur est arrondi. Les antennes sont relativement grandes ; les dorsales antérieures sont un peu plus longues que le prostomium. L'antenne

(2) BARON DE SAINT-JOSEPH, Annélides Polychètes des côtes de Dinard, 2e partie. (*Ann. des Sc. natur.*, Zool., 7e série, T. V, 1888, p. 288, pl. XI, fig. 141-143.)

impaire, la plus courte, s'insère un peu en avant du milieu du prostomium. Toute la partie postérieure est fortement pigmentée jusqu'au niveau de la limite antérieure des yeux qui, quoique bien développés, sont à peine discernables dans cette zone pigmentaire. Le premier segment non visible sur le dos, porte de chaque côté et assez bas, le premier cirre tentaculaire fixé sur un article basilaire de largeur moyenne. Le second segment est pourvu de la 2e et de la 3e paires de cirres tentaculaires. La paire dorsale, la seconde, insérée à un niveau plus élevé que ceux du premier et du troisième segment, est la plus longue de toutes ; son extrémité atteint à peine la limite antérieure du 8e sétigère, lorsqu'elle est complètement étendue sur le dos. La paire ventrale est beaucoup plus courte. Le 3e segment porte la 4e et dernière paire de cirres tentaculaires ; ceux-ci sont un peu plus courts que ceux de la seconde paire, mais un peu plus épais ; au-dessous de chacun d'eux, est un mamelon sétigère très réduit.

Aux autres segments, le cirre dorsal est cordiforme (pl. XVI, fig. 12), avec de nombreuses taches pigmentaires de teinte ocre assez foncée. Le mamelon sétigère très développé est soutenu par un acicule médian ; il montre une lèvre antérieure légèrement échancrée en son milieu et une lèvre postérieure entière. Les soies disposées en éventail sont fort nombreuses. La hampe, plus ou moins arquée, est renflée au sommet (pl. XVI, fig. 13). La serpe est courte, terminée en une pointe acérée recourbée, garnie de cils rigides assez distants l'un de l'autre sur le bord concave. Le cirre ventral inséré un peu en arrière du mamelon, le masque en partie sur sa face postérieure ; sa forme est ovale ; sa coloration est moins intense que celle du cirre dorsal. Le parapode conserve sensiblement la même physionomie et la même grandeur d'un bout du corps à l'autre.

Les cirres anaux (pl. XVI, fig. 14) sont très développés et fortement pigmentés.

La trompe est très longue et couverte de fines papilles très drues sur le côté dorsal seulement.

Par son ornementation, ce Phyllodocien rappelle l'*Eulalia venusta* Saint-Joseph (1), mais en diffère par la forme et la pigmentation du prostomium et par la forme des cirres ventraux.

Par ses soies, il ressemble beaucoup à celles de l'*Eulalia capensis* Schmarda (2), telles qu'elles ont été dessinées par Mac Intosh (3).

IV. — FAMILLE DES **NÉRÉIDIENS** QUATREFAGES

Genre **Nereis** Cuvier **char. emend.**

Nereis acutifolia Ehlers

E. Ehlers, Die Polychæten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. (Berlin, Weidmannsche Buchhandlung, p. 118, Taf. xiii, fig. 1-12.)

Sept exemplaires, dont quatre complets de la *Nereis acutifolia* Ehlers ont été rapportés de Payta par M. le Dr Rivet. Les individus entiers ont tous moins de 25 mm, de longueur et sont plus petits par conséquent, que le grand exemplaire atoque dont parle Ehlers. Aucun d'entre eux ne présente la moindre trace d'épitoquie.

Chez un individu dont la trompe est complètement dévaginée, j'observe l'armature suivante :

Groupe I : Deux paragnathes, l'un derrière l'autre ;

Groupe II : Une triple rangée de paragnathes alignés obliquement par rapport au plan de symétrie ;

Groupe III : Une quinzaine de paragnathes disposés grossièrement sur deux rangées principales ;

Groupe IV : Un amas triangulaire d'une vingtaine au moins de paragnathes, dont 4 ou 5 sont alignés vers les mâchoires ;

(1) Baron de Saint-Joseph, Annélides Polychètes de Dinard, 2e Partie. (*Ann. des Sc. natur. Zoologie*, 7e série, T. V, 1888, p. 303. pl. xii, fig. 166-167.)

(2) L.-K. Schmarda, Neue wirbellose Thiere, IIe Hälfte, 1881, p. 86, pl. xxix, fig. 231.

(3) W.-C. Mac Intosh, The Voyage of H. M. S. Challenger. Annelida Polychæta, p. 168, pl. xxvii, fig. 7, pl. xxxii, fig. 10, pl. xiv_{A}, fig. 16, 17.

Groupe V : Deux paragnathes disposés l'un à côté de l'autre transversalement, en arrière desquels on en voit 7 autres disposés irrégulièrement ;

Groupe VI : Deux groupes de 9 paragnathes chacun ;

Groupes VII et VIII : Triple rangée transversale de paragnathes ; les deux premières (la première surtout) sont celles qui ont les paragnathes les plus gros.

Par son armature, cette espèce se range dans le sous-genre *Neanthes* Kinberg, char. emend.

Genre **Pseudonereis** Kinberg.

Pseudonereis gallapagensis Kinberg

Pl. XVI, fig. 15-20

J.-G.-H. Kinberg, Annulata nova. (*Öfv. af Kongl. Vetensk.— Akad. Förhandl.* T. XXII, 1865, p. 174, Eug. Resa Annul., T. XX, 3.)

Je n'ai trouvé dans la collection du Dr Rivet, qu'un seul individu entier, en bon état de cette espèce. La longueur est de 65 mm. ; la plus grande largeur, dans la partie antérieure du corps, est de 4,5 mm., le nombre des segments sétigères est de 104. La forme générale est assez trapue ; la largeur diminue graduellement d'avant en arrière. La face dorsale est colorée en brun rouge, jusqu'au voisinage du cirre dorsal ; cette teinte qui devait être beaucoup plus intense chez l'animal vivant s'atténue dans la partie postérieure du corps qui prend un aspect spécial rappelant celui de beaucoup de Phyllodociens, à cause du développement du cirre dorsal en lobe foliacé.

Le prostomium (pl. XVI, fig. 15), plus large que long, présente, sauf sur une étroite bande médiane incolore, une pigmentation au moins aussi foncée que sur la face dorsale. Les yeux, de grandeur moyenne, pourvus chacun d'un cristallin bien visible, sont situés dans la région postérieure élargie du prostomium ; les postérieurs sont un peu plus rapprochés du plan de symétrie que les antérieurs. Les antennes qui sont probable-

ment très courtes, se sont détachées ; il n'y en a plus trace. Les palpes, larges, aplatis, ont un bouton terminal peu distinct. Les cirres tentaculaires sont très courts, cylindriques, arrondis à leur extrémité libre ; ils ne présentent pas entre eux de différences de longueur sensibles, comme on le voit chez la plupart des Néréidiens.

La trompe dévaginée se montre pourvue de l'armature suivante (pl. XVI, fig. 15 et 16) :

1° Anneau maxillaire

Groupe I : 2 paragnathes coniques, situés dans le plan de symétrie, tournant leur pointe recourbée en avant, vers les mâchoires ;

Groupe II : 3 rangées de paragnathes coniques, sensiblement de même développement dans chaque rangée, disposés comme les dents d'un peigne ; chaque rangée compte de 8 à 10 paragnathes ;

Groupe III : 4 rangées transversales de paragnathes fins et coniques, pectiniformes également, croissant en longueur d'avant en arrière (trompe dévaginée) ; la plus courte a 9 paragnathes, la plus longue, une trentaine, de dimensions moindres que ceux des rangées précédentes ;

Groupe IV : Le groupe de gauche est moins développé que l'autre, tout en présentant les mêmes caractères généraux ; on trouve d'abord 5 rangées de paragnathes pectiniformes dont la longueur va aussi en croissant d'avant en arrière ; au-dessus, est un autre groupe de paragnathes disposés assez régulièrement sur quatre arcs concentriques, plus gros que ceux des rangées inférieures et dont les dimensions vont en croissant, de l'intérieur vers l'extérieur ; de l'autre côté, la disposition en arcs concentriques est moins nette ; les paragnathes y sont moins nombreux; en revanche, il y existe un très gros paragnathe, sur la rangée la plus extérieure, qui n'a pas son équivalent de l'autre côté.

2° Anneau basilaire

Groupe V : Un gros paragnathe à base polygonale, à pointe légèrement recourbée vers le bas ;

Groupe VI : Un paragnathe en lame triangulaire, disposé transversalement ;

Groupes VII et *VIII fusionnées :* Deux rangées transversales, une antérieure de 11 paragnathes trapus à base polygonale ou arrondie, à pointe légèrement recourbée vers le bas, une postérieure, de 10 paragnathes en lames triangulaires aplaties dans le sens longitudinal.

Les mâchoires sont puissantes et fortement recourbées à leur extrémité libre ; le bord interne présente au-dessous de la pointe terminale libre, deux dents triangulaires, la première plus forte que la seconde, puis trois dents plus développées, à contour rectangulaire.

Le premier segment, achète, est un peu plus long que chacun des suivants ; le second segment, le premier sétigère, est pourvu d'un parapode incomplet, à un seul faisceau de soies. Le troisième segment, second sétigère, a ses deux faisceaux de soies séparés, mais réduits, comparativement à ceux des segments plus éloignés du prostomium. Peu à peu, d'avant en arrière, les deux rames s'individualisent davantage et le parapode prend la physionomie représentée par la figure 17, planche XVI relative au 12e sétigère.

Le cirre dorsal, de longueur moyenne, s'effile peu à peu à partir de sa base. La rame dorsale présente deux languettes à contour arrondi ; au fond de la dépression qui les sépare, aboutit la pointe un peu relevée vers le haut de l'acicule qui la soutient. Au-dessus de celui-ci, il existe un petit faisceau de quatre soies à arête longue. La rame ventrale est consolidée par un acicule plus robuste, à pointe légèrement infléchie vers le bas.

Le mamelon sétigère possède un lobe antérieur entier, en

pointe mousse et un lobe postérieur offrant deux échancrures sur son bord libre. Le cirre ventral a la même forme, mais des dimensions moindres que le cirre dorsal. La rame ventrale possède deux sortes de soies : au faisceau supérieur, 5 soies à arête longue, 2 soies en serpe ; au faisceau inférieur, 3 soies en serpe.

Les soies à arête longue (pl. XVI, fig. 18) ont une hampe presque homogomphe ; l'arête légèrement incurvée, se termine en pointe grêle et porte des cils longs et serrés sur son bord concave.

Les soies en serpe (pl. XVI, fig. 19) ont une hampe plus robuste que les précédentes et fortement hétérogomphe. La serpe est courte, un peu recourbée à son extrémité libre, à contour arrondi. Une touffe de cils longs et rigides est insérée sur une saillie de la serpe, au niveau du rostre saillant de la hampe.

A partir du second tiers du corps, le cirre dorsal s'élargit à sa base, devient foliacé et s'allonge graduellement, de façon à prendre son développement maximum dans la moitié postérieure du corps. La figure 20, planche XVI, montre la physionomie du parapode au 85e sétigère. L'extrémité seule du cirre dorsal a gardé sa forme effilée et cylindrique. La lame foliacée est parcourue par un vaisseau principal qui se ramifie abondamment de chaque côté, surtout dans la moitié supérieure. Ces organes jouent certainement un rôle très important dans la respiration, car ils sont transformés en une sorte de branchie lamellaire. La seconde partie du corps a une physionomie bien différente de celle de la première : elle est encadrée par ces grands cirres foliaires redressés.

Les cirres anaux très grêles sont aussi longs que les huit derniers sétigères du corps.

Le Néréidien décrit ci-dessus paraît être le *Pseudonereis gallapagensis* décrit d'une façon très sommaire par Kinberg. Les cirres tentaculaires sont ici plus courts que ne l'indique la figure donnée par cet auteur. Dans la figure 3c[1], Kinberg ne

figure que les deux paragnathes du groupe VI ; on n'y voit rien qui corresponde au paragnathe du groupe V ; de même dans le groupe IV, le petit amas triangulaire qui surmonte les rangées transversales régulières de la base (trompe dévaginée) n'est pas indiqué. Mais les mêmes caractères généraux de l'armature proboscidienne se retrouvent bien dans les deux formes. Kinberg a représenté d'une façon un peu schématique un parapode de la région antérieure du corps, mais aucun de ceux de la partie postérieure pourtant bien plus caractérisés.

Cette espèce existerait donc aux îles Gallapagos et sur les côtes du Pérou.

V. — FAMILLE DES **EUNICIENS** GRUBE

Genre **Marphysa** Quatrefages

Marphysa corallina Kinberg

Nauphanta corallina Kinberg, Annulata nova. (*Öfv. af Kongl. Vetensk. — Akad. Förhandl.*, 1864, p. 564.)

Marphysa corallina Kinberg, Ehlers, Die Anneliden der Sammlung Plate. (*Zool. Jahrb. Suppl. Fauna chilensis.* II. 1901, p. 262.)

Marphysa corallina Kinberg, Ehlers, Die Polychæten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. (Berlin, 1901, p. 131, Taf. xv, fig. 13-18.)

De cette espèce décrite brièvement par Kinberg et qui a été étudiée très complètement par Ehlers, M. le Dr Rivet a rapporté quatre exemplaires incomplets.

Le corps s'aplatit dans la région postérieure, comme le mentionne Ehlers. La coloration des exemplaires conservés dans l'alcool est d'un jaune brun assez vif, avec des mouchetures plus claires qui sont presque indiscernables à l'œil nu. Les antennes ont des constrictions irrégulières, mais ne sont pas véritablement annelées. La médiane, la plus longue de toutes, atteint à peine le bord antérieur du 3e segment.

Ehlers considère comme très vraisemblable que la *Marphysa peruviana* Quatrefages (1), de Lima, se confond avec l'espèce

(1) A. DE QUATREFAGES, Histoire naturelle des Annelés, I, 1865, p. 336.

de Kinberg en question ici ; il en est peut-être de même de l'*Eunice capensis* Schmarda (1) et de la *Marphysa hæmasoma* Quatrefages (2) et alors le véritable nom de l'espèce serait *Marphysa capensis* Schmarda, car le nom donné par Schmarda serait le plus ancien.

S'il en est ainsi, cet Eunicien existerait à Oahu, Honolulu, aux îles Chatham, sur les côtes du Chili et du Pérou et à Juan Fernandez.

Marphysa Schmardai Gravier

Pl. XVII, fig. 21-28

CH. GRAVIER, sur les Annélides Polychètes rapportés par le M. le Dr Rivet de Payta (Pérou). (*Bull. du Mus. d'hist. natur.*, T. XIII, 1907, p. 529.)

Un seul exemplaire entier, en bon état de conservation, a été rapporté de Payta par M. le Dr Rivet. Ses dimensions sont les suivantes : longueur. 25 mm., largeur 2,5 mm. ; le nombre des segments sétigères et de 112. Il ne présente aucune coloration.

Le prostomium (pl. XVII, fig. 21), plus large que long, est assez profondément divisé en deux lobes par une incision frontale médiane. Les cinq antennes sont de longueur médiocre ; la médiane, un peu plus longue que les autres, atteint à peine, lorsqu'elle est complètement étendue sur le dos, le bord antérieur du premier sétigère. Elles sont irrégulièrement et non très nettement articulées; les constrictions qui les divisent en segments ne sont cependant pas dues à l'action du liquide conservateur. Les yeux allongés parallèlement au plan de symétrie, sont situés un peu en arrière des antennes externes.

Le premier segment, achète, est presque aussi long que les deux suivants ; le second segment est également dépourvu de soies et de tout appendice ; il a à peu près la même longueur que le suivant qui est le premier sétigère.

(1) L.-K. SCHMARDA, Neue wirbellose Thiere, IIe Hälfte, 1861, p. 126.
(2) A. DE QUATREFAGES, *loc. cit.*, I, 1865, p. 334.

Les branchies apparaissent au 13e sétigère sous forme d'une petite languette surmontant le cirre dorsal. Celui-ci est relativement plus développé dans les premiers segments que dans les segments branchifères. Les branchies ne prennent qu'un médiocre développement ; elles se composent de 1 à 3 ramifications séparées dès la base et dans l'axe desquelles on distingue un gros vaisseau (pl. XVII, fig. 22).

Le mamelon sétigère a la forme d'un cône à pointe mousse et surbaissé, soutenu suivant l'axe par un acicule dont la pointe forme une légère saillie sur le tégument. Il présente deux faisceaux de soies situés de chaque côté de l'acicule. Le faisceau supérieur se compose de deux espèces de soies : 1° des soies aciculaires légèrement coudées (pl. XVII, fig. 23), élargies un peu au niveau du coude, sans apparence de limbe ni de striation, et étirées en une longue pointe très grêle ; 2° des soies en peigne à tige basilaire très étroite (pl. XVII, fig. 24), s'élargissant dans leur portion terminale qui offre une série de longues dents très fines et très serrées l'une contre l'autre ; l'une des dents extrêmes est en saillie très marquée sur les autres. Ces soies en peigne sont, pour la plupart, symétriques par rapport à un plan médian.

Au faisceau inférieur, il n'existe que des soies composées. La hampe est renflée au sommet et fortement hétérogomphe. La serpe est de longueur variée ; chez les unes, elle est assez courte (pl. XVII, fig. 25); chez d'autres, ele est beaucoup plus longue et on observe tous les intermédiaires dans le même faisceau (pl. XVII, fig. 26). Toutes sont étirées en une longue pointe extrêmement fine ; il n'y a pas trace de capuchon.

Au 39e sétigère, apparaît la soie en crochet, au-dessous du faisceau ventral. Le crochet (pl. XVII, fig. 27) légèrement arqué à l'extrémité libre se termine en une petite pointe, au-dessous de laquelle se voit une éminence conique transversale beaucoup plus forte. Le capuchon est assez réduit. Dans les segments de la partie postérieure du corps, les soies en peigne prennent une taille plus considérable que dans la partie antérieure ; les

dents du bord libre sont moins nombreuses, mais beaucoup plus fortes et l'asymétrie est nettement accusée (pl. XVII, fig. 28).

L'extrémité postérieure porte 4 cirres anaux, dont les deux dorsaux sont les plus grands.

La mâchoire inférieure est formée par deux très longues pièces de largeur uniforme, sauf à l'extrémité antérieure qui se dilate un peu.

A la mâchoire supérieure, la première paire de pièces est constituée par deux crocs reposant en arrière sur de larges plaques basilaires qui se juxtaposent sur la ligne médiane ; la seconde paire, bien développée, présente sur son bord interne quatre dents de taille décroissant d'avant en arrière ; dans la troisième paire, on voit à droite une pièce en arc avec une série de dents fines sur le bord libre ; à gauche, deux pièces semblables en partie superposées et individuellement de taille moindre. Au-dessus et en dehors de chacune d'elles, est un paragnathe en croissant, de taille proportionnée à celle de la mâchoire correspondante.

Par les caractères des parapodes et par la forme des soies, cette espèce se rapproche beaucoup de la *Marphysa* (*Eunice*) *depressa* Schmarda, du port d'Auckland (Nouvelle-Zélande). Elle en diffère par l'absence, au faisceau inférieur, de la seconde espèce de soies à serpe terminée en pointe mousse et aussi par la forme de la soie aciculaire.

Les cirres tentaculaires, chez l'espèce décrite par Schmarda sont plus grêles, plus longs et n'offrent aucune trace d'articulation. L'appareil maxillaire présente également quelques différences dans les deux espèces.

Marphysa sp. ?

Un jeune Eunicien rapporté de Payta, ayant 18 mm. de longueur ne possède encore que les trois antennes médianes. Les deux antennes latérales ne sont indiquées que par une petite

saillie à peine perceptible. Chacun des deux yeux a une forme allongée, échancrée du côté externe, rappelant celle d'un haricot. Il n'y a pas trace de cirres tentaculaires. Les branchies se montrent au 14e sétigère ; elles sont encore indivises. Les espèces peu nombreuses du genre *Amphiro* Kinberg n'ont que trois antennes ; il est possible, comme l'a suggéré Webster, que les *Amphiro* soient de jeunes *Marphysa*.

Genre **Lumbriconereis** Blainv. Grub. rev.

Lumbriconereis (*Notocirrus*) *tetraura* Schmarda

Pl. XVII, fig. 29-30

Notocirrus tetraurus Schmarda, Neue wirbellose Thiere, IIe Hälfte, 1861, p. 117.

Lumbriconereis tetraura Schmarda, Ehlers, Magellanische Anneliden. (*Nachr. der K. Gesellsch. der Wissens., Math. — Phys. Klasse*, 1900, p. 215.)

Lumbriconereis tetraura Schmarda, Ehlers, Die Anneliden der Sammlung Plate. (*Zool. Jahrb. Supp. Fauna chil.*, II. 1901, p. 263.)

Lumbriconereis tetraura Schmarda, Die Polychæten des magellanischen und chilenischen Strandes. (Ein faunistischer Versuch 1901, p. 137, Taf. XVII, fig. 1-10.)

C'est avec doute que je rapporte à cette espèce décrite d'abord par SCHMARDA, étudiée ensuite plus complètement par EHLERS, quatre fragments en médiocre état de conservation d'un *Lumbriconereis* rapporté de Payta.

Comme le dit SCHMARDA, le corps est brun, de section presque circulaire. Le prostomium, au lieu d'être triangulaire comme le dit et le figure cet auteur, se rapproche davantage de la forme indiquée par Ehlers. Les soies (pl. XVII, fig. 29 et 30) ressemblent à celles qui ont été dessinées par ce dernier naturaliste, de même que les pièces de l'armature maxillaire. Malheureusement, la partie postérieure manque, de sorte qu'il est impossible de constater la présence des quatre cirres anaux auxquels l'espèce en question doit son nom.

Le *Lumbriconereis tetraura* Schmarda existerait ainsi sur toute la côte ouest de l'Amérique du Sud, depuis la terre de Magellan jusqu'aux côtes du Pérou septentrional, ainsi qu'au Cap de Bonne-Espérance.

VI. — FAMILLE DES **PALMYRIENS** KINBERG

Genre **Chrysopetalum** Ehlers.

Chrysopetalum Riveti Gravier

Pl. XVII, fig. 31-34

CH. GRAVIER, sur les Annélides Polychètes rapportés par M. le Dr Rivet, de Payta (Pérou). (*Bull. du Mus. d'hist. natur.*, T. XIV, 1908, p. 40.)

M. le Dr Rivet n'a malheureusement rapporté de Payta qu'un seul exemplaire en assez bon état, mais incomplet de cette espèce intéressante ; la partie postérieure manque. La longueur de l'exemplaire unique est de 18 mm. ; la largeur assez uniforme, diminue cependant un peu et graduellement dans la partie postérieure ; le nombre des segments sétigères est d'une centaine. La forme du corps est plutôt grêle, la section transversale, quadrangulaire. Les côtés dorsal et ventral sont légèrement convexes ; les latéraux, un peu concaves. La hauteur est à peu près égale à la largeur dans la région moyenne du corps qui s'aplatit un peu vers les extrémités. La coloration générale est d'un jaune brun ; la teinte se fonce assez fortement en arrière, sur les deux faces dorsale et ventrale ; sur les côtés, les cirres dorsaux, à pigmentation très sombre, se détachent comme des ponctuations régulièrement espacées. Les palées laissent toute la région médiane du dos à nu.

Le prostomium très réduit est encastré dans les premiers segments ; il est impossible de l'étudier avec un seul exemplaire. On y distingue seulement deux paires d'yeux relativement bien développés.

Le parapode (pl. XVII, fig. 31) possède deux rames très distinctes et même largement séparées l'une de l'autre. La rame dorsale est constituée par un cirre dorsal et des palées. Le tout est soutenu par un acicule assez court, mais trapu, dont la pointe distale affleure au niveau supérieur de l'insertion du cirre dorsal, au-dessous de la rangée de palées.

Le cirre dorsal a son insertion située au niveau de la ligne transversale d'insertion des palées, extérieurement à celles-ci. Il se compose de deux parties : une large base cylindrique très fortement pigmentée et un article terminal piriforme, plus court et moins large que la partie basilaire.

On compte une douzane de palées à chaque parapode dans la région moyenne ; elles forment de chaque côté et à chaque segment une bande arquée, en laissant à nu la région médiane dorsale. La ligne d'insertion de ces palées disposées plus ou moins obliquement par rapport à la surface du corps se trouve sensiblement au même niveau que le bord libre de la rangée précédente, de sorte que ces appendices ne s'imbriquent pas, mais couvrent complètement les parties latérales de la face dorsale. Les extrêmes, en dedans comme en dehors, s'implantent obliquement dans les téguments ; celles du milieu de chaque rangée sont presque normales à la surface d'insertion. Celles-ci sont presque symétriques par rapport à un plan ; l'asymétrie des autres va s'accentuant au fur et à mesure qu'on s'éloigne du milieu de la rangée. Elles deviennent en même temps plus étroites ; la plus extérieure qui se détache le plus souvent du groupe formé par les autres, a même la forme d'une grosse soie ; elle a, en réalité, les mêmes caractères que les autres palées, mais elle est moins large.

La partie extérieure au tégument de chacun de ces appendices a la forme d'une palette sensiblement plane ; le bord dorsal (le plus voisin de la ligne médiane dorsale) présente des crans assez régulièrement espacés qui s'atténuent au voisinage du sommet marqué par une pointe. Toute la surface est couverte de stries transversales très serrées et rectilignes, sauf au voisinage du sommet où elles deviennent curvilignes. Des stries longitudinales sensiblement parallèles aux bords latéraux, plus marquées que les précédentes viennent converger à la pointe du sommet. Un étranglement sépare cette palette striée de la partie interne beaucoup plus étroite et insérée dans le tégument. La même ornementation se poursuit

jusqu'à l'extrémité proximale, comme le montre la figure 32, pl. XVII, relative à une palée médiane.

Un large espace sépare la rame dorsale de la ventrale. Celle-ci est soutenue par un acicule plus long et plus épais que la rame dorsale et situé au-dessus du faisceau de soies. Le mamelon sétigère est tronqué un peu obliquement vers la face ventrale, de sorte que son bord supérieur est en saillie au-dessus du faisceau. Au sommet de ce dernier, on distingue une ou deux soies à arête longue (pl. XVII, fig. 33). La hampe grêle est fortement hétérogomphe ; le rostre saillant a une légère encoche sur le bord qui regarde l'arête ; une étroite bande de stries transversales s'étend dans toute la longueur de la hampe. L'arête est longue et grêle et légèrement recourbée à son sommet étiré en pointe fine. Le bord interne de l'arête a des stries très fines et très serrées, d'étendue décroissante à partir de la hampe. Les autres soies ont une hampe ayant les mêmes caractères que celle du type précédent, tout aussi nettement hétérogomphe, mais plus robuste (pl. XVII, fig. 34). L'arête longue est remplacée par une serpe garnie de cils rigides et épais sur son bord concave et dont la longueur croît un peu et régulièrement des soies les plus dorsales aux plus ventrales.

La partie postérieure du corps faisant défaut, il est malheureusement impossible d'en indiquer ici les caractères.

Par sa forme allongée, ses segments nombreux, ses soies, ce Palmyrien rappelle les caractères du genre *Bhawania* Schmarda. Mais les palées ne recouvrent pas tout le dos qui reste à nu dans la région moyenne, comme dans le genre *Chrysopetalum* Ehlers et le corps n'est pas déprimé comme dans le genre *Bhawania ;* les deux rames de chaque parapode sont distantes l'une de l'autre. On doit remarquer en outre que la disposition des palées n'est pas la même exactement que chez les autres espèces du genre *Chrysopetalum*, auquel je rapporte néanmoins le Palmyrien de Payta, faute de matériaux suffisants pour en faire une étude complète.

Par les caractères des parapodes et des soies, ce Chrysopetalum se distingue nettement du *Chrysopetalum debile* Grube (1) [= *Chrysopetalum fragile* Ehlers (2)] de la Méditerranée, du *Chrysopetalum occidentale* Johnson (3) des côtes de Californie, et du *Chrysopetalum Ehlersi* Gravier du golfe de Tadjourah (4).

VII. — FAMILLE DES CIRRATULIENS V. CARUS

Genre **Audouinia** Quatrefages.

Audouinia polytricha Schmarda

Pl. XVII, fig. 35-36

Cirratulus polytrichus Schmarda, Neue wirbellose Thiere I, IIe Hälfte 1861, p. 58.

Audouinia polytricha Schmarda, Ehlers, Die Anneliden der Sammlung Plate. (*Zool. Jahrb. Suppl. Fauna chilensis*, 1901. II, p. 266.)

Audouinia polytricha Schmarda, Ehlers, Die Polychæten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. Berlin, 1901, p. 184.

M. le Dr Rivet a rapporté de Payta quatre Cirratuliens du genre *Audouinia*, en assez médiocre état de conservation, que je rapporte avec quelque doute à l'*Audouinia polytricha* Schmarda. Ces animaux conservés sont de couleur brune uniforme, ce qui n'indique rien quant à la couleur vraie qui, d'après Schmarda, serait d'une teinte variant du pourpre au violet. Ce sont surtout les soies qui me font attribuer cette espèce à celle décrite par Schmarda. Les soies capillaires très grêles et relativement très saillantes présentent une ciliation très ténue sur l'un des bords (pl. XVII, fig. 35). Quant aux crochets, ils sont presque droits (pl. XVII, fig. 36), tandis qu'ils sont plus ou moins fortement incurvés chez la plupart des autres espèces du même genre. Comme le remarque EHLERS, ces crochets sont plus nombreux que ne l'indique SCHMARDA.

(1) ED. GRUBE, Beschreibung neuer oder wenig bekannter Anneliden. (*Archiv ür Naturgeschichte*, 1855, p. 90, pl. III, fig. 3-5.)

(2) E. EHLERS, Die Borstenwürmer. (1864-68, p. 81, Taf. II, fig. 3-9.)

(3) H.-P. JOHNSON, A preliminary Account of the marine Annelids of the Pacific Coast with Description of new Species. (*Proceed. of the Calif. Acad. of Sc.*, 3d Ser.,T. I, 1897, n° 5, p. 161, pl. V, fig. 15-16, pl. VI, fig. 17-19.)

(4) CH. GRAVIER, Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la mer Rouge. (*Nouv. Arch. du Mus. d'hist. natur.*, 4e sér., T. III, 1901, p. 260, pl. X, fig. 150-151, fig. 276-279 dans le texte.)

Le prostomium a la forme d'une languette triangulaire à pointe mousse. Les trois premiers segments sont achètes.

A la face dorsale du 6e sétigère, s'attache un épais faisceau de filets tentaculaires plus larges et plus longs que les branchies. Les deux surfaces d'attache sont presque tangentes sur la ligne médiane dorsale. La plupart des branchies sont détachées ; sur deux des exemplaires, quelques-unes d'entre elles, encore en place, se montrent fixées sur les segments antérieurs au 6e sétigère, porteur des cirres tentaculaires.

Genre **Heterocirrus** Grube, St-Joseph **char. emend.**

Heterocirrus sp. ?

Pl. XVII, fig. 37-38

Je rapporte au genre *Heterocirrus* Grube un Cirratulien de Payta de forme grêle, dont les branchies et les cirres tentaculaires sont tombés, qui est, par conséquent, dans un assez médiocre état de conservation. Cet exemplaire unique dont le pygidium est un peu mutilé, mais qui paraît entier, a 18 mm. de longueur et 0,7 mm. dans sa plus grande largeur ; le nombre des segments sétigères est de 121. Le corps est couvert d'une pigmentation brune assez foncée.

Le prostomium (pl. XVII, fig. 37) est conique. On distingue à peine deux taches oculaires, dont la gauche commence à s'atténuer fort. Le premier et le second segment sont achètes ; ces deux segments réunis sont un peu moins longs que le prostomium. Les sillons intersegmentaires ne sont bien marqués que sur les côtés ; ils s'effacent dans la région médiane dorsale.

Sur le 3e segment, premier sétigère, on voit les insertions des deux tentacules qui se sont détachés ; au contact de celles-ci et un peu extérieurement, on voit celles des deux premières branchies également tombées. Le segment suivant porte aussi des branchies dont il ne reste plus que la partie basilaire ; il en est de même pour un certain nombre de segments dans toute la longueur du corps.

A la rame supérieure, il existe un faisceau de soies extrêmement fines, sans limbe ni striation apparente. A la rame inférieure, dès les premiers segments, il existe des crochets à pointe bifide, légèrement incurvés et amincis dans leur partie terminale (pl. XVII, fig. 38). De tels crochets existent chez l'*Heterocirrus flavoviridis* Saint-Joseph (1). Le mauvais état de conservation de l'unique exemplaire de cet *Heterocirrus* de Payta ne permet pas d'en donner une diagnose plus précise.

Ehlers n'a signalé aucune espèce de ce genre sur les côtes chiliennes et magellaniques.

Genre **Dodecaceria** Œrsted, Lang. rev.

Dodecaceria opulens Gravier

Pl. XVII, fig. 39-45

CH. GRAVIER, Sur les Annélides Polychètes rapportés par M. le Dr Rivet, de Payta (Pérou). (*Bull. du Mus. d'hist. natur.*, T. XIV, 1908, p. 41.)

Cette espèce nouvelle de Cirratulien est représentée dans la collection de M. le Dr Rivet par un individu en bon état, un peu enroulé sur lui-même, mesurant environ 60 mm. de longueur et comptant 120 segments. Par suite de contractions inégales suivant les diverses parties du corps, la largeur présente quelques variations ; en aucun point, elle ne dépasse 2 mm. Les derniers segments, très serrés, sont difficiles à compter. Le corps est légèrement déprimé dorso-ventralement dans la partie antérieure ; il est beaucoup plus aplati dans le dernier tiers. Il est pigmenté en brun rougeâtre dans toute son étendue ; la teinte s'accentue en avant, dans les segments branchifères ; elle est plus foncée encore dans la partie aplatie et terminale. Le sillon ventral bien marqué en avant s'atténue un peu en arrière.

Le prostomium (pl. XVII, fig. 39) a la forme d'une languette à contour arrondi, un peu moins longue que le premier segment vu de la face dorsale ; un sillon longitudinal et ventral

(1) BARON DE SAINT-JOSEPH, Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard. (*Ann. des Sc. natur. Zool.*, 7e série, T. XVII, 1894, p. 54, pl. III, fig. 61.)

conduit à l'orifice buccal limité en arrière par le bord antérieur du premier segment. On ne distingue à sa surface ni yeux, ni aucun appendice.

Le premier segment est achète, il est séparé du prostomium par un sillon dirigé obliquement en arrière de sorte qu'il est plus développé sur la face dorsale que sur la face ventrale.

A la limite postérieure du premier segment, s'insère de chaque côté un palpe assez large, un peu aplati, présentant sur sa face inférieure un sillon bien marqué avec des contractions inégalement réparties qui festonnent les bords latéraux. Au-dessus du palpe, s'insère la première des 14 branchies qu'on observe de chaque côté. La seconde paire s'insère un peu en arrière et au niveau de l'intervalle qui sépare le palpe de la première branchie ; les trois suivantes s'insèrent un peu plus ventralement ; les paires suivantes, jusqu'aux trois dernières, se rapprochent graduellement de la face dorsale ; ce sont les plus développées de beaucoup. Les trois dernières sont plus grêles et plus courtes. Celles-ci s'insèrent dans la région moyenne des segments correspondants ; les autres, à la limite antérieure des segments qui les portent. Vues à un grossissement suffisant, elles paraissent finement annelées ; leur pigmentation, moins foncée que celle du corps, s'accentue, pour certaines du moins, dans leur partie terminale.

Les 25 premiers segments du corps sont divisés en anneaux par des sillons moins profonds que ceux qui séparent les segments entre eux.

Aux deux rames des segments branchifères, les soies sont toutes capillaires, au nombre de 6 à 8 à chaque faisceau. Au segment qui suit immédiatement le dernier segment branchifère, il y a un crochet en cuiller à la rame ventrale. Au second segment en arrière des branchies, il y a 2 crochets à la rame ventrale, 1 à la rame dorsale, avec des soies capillaires. Le nombre des crochets augmente peu à peu d'avant en arrière ; il ne dépasse pas 6 à la rame dorsale, 4 à la rame ventrale. Ce nombre se réduit à 2 dans les segments de la partie posté-

rieure. Les crochets se substituent ainsi graduellement aux soies capillaires qui réapparaissent dans la moitié postérieure du corps.

Les soies capillaires (pl. XVII, fig. 40) sont légèrement coudées dans leur partie terminale qui s'effile en une pointe acérée ; leur bord convexe présente une serrature très marquée, due peut-être à un plissement régulier de ce bord qui est très mince. Au 64e sétigère, il y a, à la rame dorsale, 3 de ces soies capillaires et 4 crochets (pl. XVII, fig. 41).

Les crochets en cuiller offrent un dimorphisme très net. Ceux de la rame dorsale (pl. XVII, fig. 42), un peu recourbés dans leur partie terminale, ont une large cavité au-dessous de leur extrémité en pointe arrondie. Ceux de la rame ventrale (pl. XVII, fig. 43) sont plus robustes ; leur cavité est un peu plus réduite et elle est limitée en arrière par une sorte de talon bien marqué. Dans la seconde partie du corps, les crochets sont un peu plus grêles qu'en avant, mais on y observe la même différence entre les crochets dorsaux (pl. XVII, fig. 44) et les crochets ventraux (pl. XVII, fig. 45).

L'anus terminal est largement ouvert, il présente une petite échancrure médiane ventrale, de chaque côté de laquelle il existe une tache pigmentaire très foncée.

Par le nombre considérable de ses branchies, cette espèce se distingue nettement des autres espèces du même genre, en particulier de l'espèce signalée par Ehlers sur les côtes du Chili : *Dodecaceria fistulicola* Ehlers (1).

VIII. — FAMILLE DES **SPIONIDIENS** SARS

Genre **Polydora** Bosc.

Polydora sp. ?

Pl. XVIII, fig. 46-48.

Un seul Spionidien de petite taille (longueur 9 mm.) en mauvais état, macéré, a été recueilli à Payta par M. le Dr Rivet. Les

(1) E. EHLERS, Die Polychæten des chilenischen und magellanischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. (Berlin, Weidmannsche Buchhandlung, 1901, p. 186, (Taf.) XXV, fig. 5-9.)

deux tentacules sont encore en place ; on distingue avec peine deux taches oculaires. Le genre *Polydora* Bosc est reconnaissable grâce aux grosses soies dorsales du cinquième sétigère modifié ; je n'en vois que quatre de chaque côté. Ces soies (pl. XVII, fig. 46) sont recourbées à leur extrémité en pointe mousse ; on voit une petite cavité en cuiller sous le crochet terminal.

Les soies encapuchonnées se terminent par deux pointes très aiguës et un peu incurvées (pl. XVII, fig. 47 et 48); le capuchon est très développé.

Ehlers (1) a signalé sur les côtes de l'Amérique du Sud deux espèces du même genre : 1° *Polydora polybranchia* Haswell qui existe non seulement dans le détroit de Magellan, mais aussi aux îles Falkland, à Sydney, à Naples, sur les côtes de la Manche (anse Saint-Martin) ; 2° *Polydora socialis* Schmarda, trouvée par Schmarda à Valparaiso et non revue depuis, mais étudiée à nouveau par F. Mesnil (2).

Par les soies du 4e segment, l'espèce de Payta ressemble plus au *Polydora socialis* Schmarda qu'au *Polydora polybranchia* Haswell.

IX. — FAMILLE DES ARICIENS AUD. ET MILNE EDW.

(Sars et Malm. rev.)

Genre Scoloplos Blainville.

Scoloplos Grubei Gravier

Pl. XVIII, fig. 49-57

CH. GRAVIER, Sur les Annélides Polychètes rapportés par M. le Dr Rivet, de Payta (Pérou) (*Bull. du Mus. d'hist. natur.*, T. XIV, 1908, p. 42.)

Un seul des exemplaires de cette espèce de Payta est entier ; la partie postérieure est en voie de régénération. La longueur de ce spécimen est de 48 mm. ; sa plus grande largeur, de 1,9 mm. ; il possède 48 segments bien développés ; une ving-

(1) E. EHLERS, Die Polychæten des chilenischen und magellanischen Strandes. Ein Faunistischer Versuch. (Berlin. Weidmannsche Buchhandlung, 1901, p. 164.)

(2) F. MESNIL, Etudes de morphologie externe chez les Annélides. (*Bulletin scientif. de la France et de la Belgique*, T. XXIX, 1896, p. 193, pl. XII, fig. 30-32.)

taine environ étaient récemment régénérés. La face ventrale est très bombée ; la face dorsale est plane ou même légèrement excavée. Une légère pigmentation brune couvre tout le corps ; en avant, la ligne médiane ventrale est indiquée par une pigmentation un peu plus sombre.

Le prostomium (pl. XVIII, fig. 49) a la forme d'une languette quadrangulaire à angles antérieurs arrondis. Il ne porte aucun appendice ; il ne présente pas de trace de taches oculaires. Il est pigmenté sur ses deux faces, mais d'une façon plus intense sur la face dorsale. En arrière, à la limite du premier segment un peu échancré sur la ligne médiane, on remarque deux espaces clairs semi-circulaires, non pigmentés, correspondant peut-être à l'emplacement des organes nucaux. Par la bouche, sort une trompe très ramifiée qui montre même, en certains points, comme on peut le voir sur la figure 49, une pseudo-dichotomie.

La première région du corps caractérisée par les soies aciculaires de la rame ventrale comprend les 17 premiers sétigères. Les branchies apparaissent au 7e sétigère.

Dans les parapodes de la partie antérieure du corps (pl. XVIII, fig. 50), on distingue, au-dessus de la rame dorsale, une branchie très réduite. En arrière du mamelon sétigère supérieur, il existe une languette présentant sur son bord libre une échancrure large, mais peu profonde. Les soies correspondantes sont toutes annelées et plus ou moins arquées.

A la rame ventrale, le mamelon est peu saillant ; en arrière de celui-ci, est une languette moins saillante, mais plus large à sa base que celle de la rame dorsale. Le faisceau est composé de soies de plusieurs sortes : 1° des soies annelées qui sont de deux types ; les unes grêles et de largeur graduellement décroissante de la partie profonde à l'extrémité effilée ; les autres à base très forte, diminuant brusquement de largeur dans la partie terminale crénelée sur l'un de ses bords ; 2° de gros acicules (pl. XVIII, fig. 51 et 52), au nombre de 3 généralement, un peu coudés dans leur partie terminale ou distale ;

3° des soies aciculaires disposées sur deux rangées, en éventail ; ces soies un peu coudées dans leur partie terminale ont leur sommet recouvert de chaque côté par une sorte de plaque latérale, dont le bord arrondi dépasse un peu l'extrémité sur laquelle elle est appliquée (pl. XVIII, fig. 53 et 54). Au-dessous de ces écailles, on voit une série de rangées transversales de courtes stries longitudinales et disposées parallèlement les unes aux autres.

Dans la seconde partie du corps (pl. XVIII, fig. 55), la branchie est beaucoup plus développée. En arrière du mamelon sétigère dorsal, est une languette bien développée un peu rétrécie au niveau de son insertion et étirée dans sa partie terminale. Les soies de la rame correspondante sont annelées, de forme grêle et très saillantes (pl. XVIII, fig. 56). Au faisceau ventral, on observe des soies du même type que le précédent, mais plus courtes et en outre des soies aciculaires, au nombre de 5 ou 6, semblables à celles de la région antérieure, mais moins robustes (pl. XVIII, fig. 57). La languette, assez peu développée, n'est pas divisée en lobes ; nulle part, il n'existe de festons ou de boutons à la face ventrale. Je ne vois nulle part non plus de soies en fourche.

Comme chez les autres types de la même famille, les branchies, dont la taille croît d'avant en arrière, couvrent la face dorsale dans la partie terminale du corps. A l'extrémité de la région postérieure régénérée, on ne voit que deux petits appendices cylindriques anaux.

L'espèce décrite ci-dessus rentre dans le groupe peu nombreux des Ariciens à languette ventrale entière et par conséquent dans le genre *Scoloplos* Blainville ; par la forme du prostomium, dans le sous-genre *Nainereis* Blainville, tel que l'ont défini Mesnil et Caullery (1).

Dans le même groupe, se range l'*Aricia lævigata* Grube qui se distingue de l'espèce décrite ici par les caractères des pa-

(1) F. Mesnil et M. Caullery, Etudes de morphologie externe chez les Annélides. (*Bull. scient. de la France et de la Belgique*, T. XXXI, 1898, p. 141.)

rapodes et des soies et par les digitations de la trompe. A ce dernier point de vue, l'Aricien de Payta n'est pas sans analogie avec l'*Anthostomum ramosum* Schmarda (1) ; il ressemble aussi à l'*Aricia platycephala* Mac Intosh (2), dont il diffère surtout par la forme des languettes des parapodes, et à un moindre degré, par celle des soies.

X. — FAMILLE DES **FLABELLIGÉRIENS** SAINT-JOSEPH

(PHERUSEA Grube, CHLORÉMIENS Quatrefages, SIPHONOSTOMACEÆ Johnston)

Genre **Stylarioides** Delle Chiaje.

(PHERUSA Oken, de Blainville, TROPHONIA Milne Edwards, LOPHIOCEPHALA Costa)

Stylarioides (*Trophonia*) *capensis* Mac Intosh

Pl. XVIII, fig. 58-59

Trophonia capensis W. C. Mac Intosh, The Voyage of H. M. S. Challenger, Annelida Polychæta, 1885, p. 363, pl. XLIV, fig. 7-8 ; pl. XXXIII *A*, fig. 1-3.

Trophonia capensis W. C. Mac Intosh, Marine Annelids (Polychæta) of South Africa, 1904, part. I, p. 52.

Stylarioides (*Trophonia*) *capensis* Mac Intosh. Ch. Gravier, Contribution à l'étude des Annélides Polychètes de la mer Rouge, 3e partie, 1906. (*Nouv. Arch. du Mus. d'hist. nat.*, 4e série, T. VIII p. 172, fig. 336-340 dans le texte.)

Je rapporte avec quelque doute à l'espèce décrite par W.-C. Mac Intosh un Flabelligérien incomplet mesurant 20 mm. de longueur totale, 3 mm. dans sa plus grande largeur et comptant 27 sétigères.

Les soies des trois premiers sétigères sont fort longues ; celles des 4e et 5e sétigères dépassent encore la longueur des soies des segments suivants. Ce qui me décide à rattacher le Flabelligérien en question au *Stylarioides* (*Trophonia*) *capensis* Mac Intosh, c'est précisément les caractères de ces soies. Les soies dorsales, plus ou moins arquées, ont des stries transversales assez espacées les unes des autres (pl. XVIII, fig. 58) et se terminent à leur extrémité libre par un petit crochet. A la rame ventrale, les soies sont également recourbées dans

(1) L.-K. SCHMARDA, Neue wirbellose Thiere, IIe Hälfte, 1861, p. 62, pl. XXVII, fig. 217*a*.

(2) W.-C. MAC INTOSH, The Voyage of H. M. S. Challenger. Annelida Polychæta, 1885. p. 353, pl. XLIII, fig. 1-3 ; pl. XII_A, fig. 16-17.

leur partie terminale (pl. XVIII, fig. 59); elles présentent les mêmes caractères généraux que les correspondantes chez l'espèce de Mac Intosh ; toutefois je n'y observe pas comme chez celles-ci les trois ou quatre stries profondes qui ressemblent à autant de cassures dans la partie distale de la soie. Elles sont, peut-être, un peu plus robustes en général, que celles qui ont été figurées par Mac Intosh. En tout cas, elles ressemblent davantage à celles de *Stylarioides* (*Trophonia*) *capensis* Mac Intosh qu'à celles de *Stylarioides Kerguelensis* Grube, qu'Ehlers (1) a signalé sur les côtes du Chili.

XI. — FAMILLE DES SABELLARIENS SAINT-JOSEPH

(HERMELLIENS Quatrefages.)

Genre **Sabellaria** Lamark.

Sabellaria Fauveli Gravier

CH. GRAVIER, Sur les Annélides Polychètes rapportés par M. le Dr Rivet, de Payta (Pérou). (*Bull. du Mus. d'hist. natur.*, T. XIV, 1908, p. 43.)

Pl. XVIII, fig. 60-69

M. le Dr Rivet a recueilli de nombreux exemplaires de cette espèce, mais n'a rapporté aucun tube. L'un de ces exemplaires en excellent état de conservation, mesure 21 mm. de longueur totale ; sa plus grande largeur ne dépasse guère 2 mm. ; celle des plus grands exemplaires atteint 3 mm. Dans la 2e partie du corps, dite région abdominale, entre la pinnule portant les uncinis et le faisceau de soies ventrales, il existe à chaque segment une bande pigmentée en brun chocolat dont la teinte va en s'accentuant d'avant en arrière. Le nombre des segments sétigères est de 37 dans l'exemplaire mentionné ; il s'élève jusqu'à 45 chez ceux de la taille maxima. Les tentacules, chez certains individus, sont pigmentés assez fortement en brun ; les branchies ont une teinte verte plus ou moins

(1) E. EHLERS, Die Polychæten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. (Berlin, Weidmannsche Buchhandlung, 1901, p. 180.)

foncée sur laquelle les bourrelets ciliés se détachent en clair.

L'opercule qui couronne la partie antérieure du corps (pl. XVIII, fig. 60) est constituée par une triple rangée de grosses soies ou palées. La rangée externe constituant le cadre de l'opercule est composée de palées au nombre de plus de 30 chaque côté. Chacune d'elles (pl. XVIII, fig. 61) présente à considérer : 1° une longue tige basilaire qui s'enfonce profondément dans les tissus sous-jacents ; 2° une partie moyenne élargie en battoir, coudée sur la précédente, couverte de fines stries transversales, avec des encoches très marquées sur les bords latéraux et se rétrécissant un peu vers le haut ; 3° une grande épine médiane bordée de chaque côté d'expansions disposées suivant le mode penné; de chaque côté de celle-ci, on remarque une grosse épine à pointe recourbée en dedans. Les battoirs et leurs épines, seules parties externes de ces palées, dessinent le cadre de l'opercule. Le cercle moyen se compose de grosses soies de couleur noire (pl. XVIII, fig. 62) formant la partie essentielle de l'opercule et dont les pointes convergent vers un point situé un peu plus près de la face ventrale que de l'autre. La partie interne présente un gros talon avec une épine conique épaissie à sa base, terminée en pointe mousse, presque normale à la partie externe ; celle-ci s'effile graduellement jusqu'à son extrémité recourbée vers la base de l'opercule. Le cercle interne est constitué par des palées de forme semblable aux précédentes (pl. XVIII, fig. 63), couvertes par elles et de taille un peu plus réduite. Ces deux rangées internes de palées dessinent un cône très surbaissé dont le sommet dépasse peu le plan formé par l'extrémité des épines surmontant les palées externes.

Au-dessous de la couronne operculaire, on observe une rangée de petites languettes qui ont l'aspect, sur la face ventrale, de perles ovales pigmentées en brun (pl. XVIII, fig. 60). Sur la face dorsale, un petit espace médian en est seul dépourvu. Les dimensions de ces perles vont en décroissant de la face ventrale à la face dorsale, vers laquelle s'incline légèrement

l'opercule qui n'est armé d'aucun crochet comme en possèdent les *Pallasia* Quatrefages.

Les palées reposent sur une puissante masse musculaire qui est légèrement déprimée suivant la ligne médiane dorsale et qui s'excave profondément sur la face ventrale, au-dessous de la couronne operculaire, tout en demeurant entière ; cette partie basilaire de l'opercule présente sur toute sa surface des bandes pigmentaires parallèles qui s'interrompent sur un petit espace médian situé immédiatement au-dessus de la lèvre supérieure, et marqué d'une dépression longitudinale très fortement pigmentée qui correspond peut-être au pore unique de l'organe excréteur thoracique. De chaque côté de la base de l'opercule, on voit deux puissants lobes sur les bords et sur la face interne desquels s'insèrent de nombreux tentacules.

Un bourrelet appliqué à la face interne du support paléigère forme la lèvre supérieure en arrière de laquelle s'insèrent les deux palpes (pl. XVIII, fig. 60). Ce bourrelet se continue sur la face ventrale en une membrane qui se prolonge en une longue gouttière médiane. Celle-ci est encadrée de chaque côté par un lobe épais, extérieurement auquel est située une languette en pointe mousse sur son bord libre. Le faisceau sétigère est disposé en une rangée rectiligne se rapprochant un peu de la face dorsale d'avant en arrière. Les soies du premier sétigère, longues et grêles sont garnies de barbules pennées très serrées (pl. XVIII, fig. 64). Les bourrelets en question et leurs languettes sétigères sont séparés du segment suivant par un sillon bien marqué ; on doit les considérer comme le premier segment réduit à la portion ventrale.

Le second sétigère porte un faisceau de soies ventrales insérées sur son bord antérieur. Ces soies moins saillantes que les précédentes, avec leurs barbelures pennées appartiennent au même type qu'elles. Latéralement, au-dessus de cette rame ventrale, il existe, sur le bord antérieur du segment, deux appendices cirriformes, sans compter la branchie dorsale. Il

n'y a pas de faisceau dorsal sur ce second sétigère, le premier visible sur la face dorsale.

Aux trois segments suivants, il y a un faisceau dorsal et un faisceau ventral, ainsi qu'une branchie dorsale. Les branchies ont une taille croissant d'avant en arrière, elles prennent leur maximum de développement dans la région abdominale.

Le faisceau dorsal, de beaucoup le plus développé, est fixé sur une languette de taille croissant du 3e au 5e sétigère et portant des soies (pl. XVIII, fig. 65) élargies en spatule à leur extrémité terminée en pointe étirée ; le bord antérieur de ces soies est profondément déchiqueté, outre de fines stries longitudinales, ces soies offrent des stries transversales au-dessous de l'élargissement en spatule. La rame ventrale est très peu développée ; elle est formée d'un petit faisceau de soies sans mamelon apparent ; les soies ventrales sont du même type que les dorsales ; leur taille est plus réduite et leur forme plus lancéolée dans la partie terminale (pl. XVIII, fig. 66).

Au-delà du 5e sétigère, commence la seconde région du corps ou région abdominale. Chaque segment porte, de chaque côté, une branchie dorsale, une pinnule garnie de plaques onciales sur son bord libre et un faisceau de soies ventrales (pl. XVIII, fig. 67).

Dans la première région du corps, celui-ci est convexe sur ses deux faces. Sur la face dorsale entre les branchies, les rides qu'on observe en arrière de l'opercule se continuent sans interruption jusqu'à l'extrémité postérieure. Il n'y a là aucun sillon marquant la séparation des segments. Sur la face ventrale, le corps se creuse d'une gouttière profonde dans la seconde région du corps ; la dépression commence à la partie postérieure de la première région.

La branchie (pl. XVIII, fig. 67) s'insère dorsalement au-dessus de la pinnule dont elle est séparée assez largement ; elle s'effile graduellement de sa base à son extrémité. Sur sa face externe, elle présente dans toute son étendue des bourrelets transversaux sensiblement equidistants, dont la saillie s'at-

ténue graduellement sur les côtés ; les extrémités de ces bourrelets en fer à cheval sont orientées vers la pointe libre de la branchie. Ils sont recouverts par une ciliation très dense ; ces cils jouent sans doute un rôle important dans la circulation de l'eau à l'intérieur des tubes où vivent ces Polychètes ; il en est vraisemblablement de même des soies en spatule des segments de la première région du corps.

Les pinnules se présentent comme des crêtes transversales très saillantes dont le bord convexe est couvert par les plaques onciales. Leur étendue diminue régulièrement d'avant en arrière ; en revanche, elles sont relativement plus saillantes en arrière qu'en avant. Les uncinis ont une forme allongée, avec 6 dents (pl. XVIII, fig. 68) ; la dernière est peu distincte ; la première est nettement séparée de la partie saillante qui la précède et sur laquelle s'attache une soie-tendon. Entre la pinnule et le faisceau de soies ventrales, s'étend un gros bourrelet pigmenté en brun chocolat, terminé par une languette, en avant de laquelle s'insère le faisceau composé d'une douzaine de soies dans la partie antérieure de la région abdominale. Ces soies (pl. XVIII, fig. 69) très fines portent des appendices qui, dans la région voisine de la pointe terminale effilée paraissent être des écailles ; mais plus bas, ils ressemblent plutôt à des cornets emboîtés à bord libre incliné sur l'axe de la soie.

La région caudale, sans parapodes ni soies, a les caractères habituels ; elle est pigmentée dorsalement dans sa partie antérieure ; elle est comme d'ordinaire recourbée vers le prostomium, sur la face ventrale.

Cette espèce se rapproche de la *Sabellaria fissidens* Grube des côtes du Chili, étudiée à nouveau par Ehlers (1), par les caractères spéciaux des branchies avec leurs bourrelets ciliés et par ceux des soies (sauf ceux du faisceau ventral du 1er sétigère et celles des faisceaux ventraux de la région abdominale); les palées sont très différentes dans les deux espèces.

(1) E. Ehlers, Die Polychæten des magellanischen und chilenischen Strandes. Ein faunistischer Versuch. (Berlin, 1901, p. 189, Taf. XXIV, fig. 6-16.)

XII. — FAMILLE DES **SERPULIENS** BURMEISTER GRUBE **char. emend.**

(Tribu des **Sabellides.**)

Genre **Branchiomma** Kölliker, Clarapède **char. emend.**

Branchiomma Roulei Gravier

Pl. XVIII, fig. 70-77

CH. GRAVIER, Sur les Annélides Polychètes rapportés par M. le Dr Rivet, de Payta (Pérou) *Bull. du Mus. d'hist. natur.*, T. XIV, 1908, p. 44.)

Deux exemplaires de cette espèce nouvelle ont été rapportés de Payta, sans leur tube. Le plus grand a 18 mm. de longueur totale, jusqu'à l'extrémité des branchies; 1,8 mm. dans sa plus grande largeur. Le corps est bourré d'ovules déjà parvenus à un état avancé de développement. Le second exemplaire a 13 mm. de longueur. Ces animaux conservés dans l'alcool n'ont aucune coloration spéciale. Les branchies sont panachées ; elles présentent des bandes alternativement incolores et brun rouge foncé.

La collerette montre sur la face ventrale deux languettes assez développées se terminant en pointe mousse ; ses deux lobes sont très largement séparés sur la face dorsale ; ils s'étendent, en arrière, jusqu'au niveau du premier faisceau, puis remontent vers le haut, de façon à former une sorte de poche ouverte de chaque côté de la partie supérieure du sillon copragogue; celui-ci est assez large à ce niveau, mais peu profond. Il n'y a pas d'incisions latérales.

Les branchies sont fixées sur deux lames presque demi-circulaires ; elles sont au nombre de 12 de chaque côté. Les pinnules, de longueur moyenne, se prolongent presque jusqu'au niveau de l'extrémité de l'axe branchial. Tout près des extrémités des deux branchies les plus dorsales, est un œil très volumineux regardant vers l'intérieur, mais embrassant presque tout le pourtour de l'axe branchial (pl. XVIII, fig. 70).

Au thorax qui compte 8 sétigères, la rame dorsale possède deux sortes de soies bien distinctes : 1° des soies bilimbées plus ou moins coudées (pl. XVIII, fig. 71), dont la partie terminale, longuement étirée, avec deux limbes couverts de fines stries obliques ; 2° des soies en spatule (pl. XVIII, fig. 72), droites, terminées par une pointe fine au-dessus de l'élargissement en spatule. Chez les jeunes *Branchiomma vesiculosum* Montagu, de Saint-Joseph (1) signale également des soies spatulées aux segments thoraciques situés en arrière du premier ; mais il s'agit ici d'une forme adulte remplie d'ovules voisins de l'état de maturité. Les tores ventraux ont deux rangées de soies : 1° des crochets aviculaires (pl. XVIII, fig. 73), avec leur crête bien développée et leur partie postérieure rétrécie et de longueur moyenne ; 2° des soies en pioche, tordues et un peu renflées au sommet du manche (pl. XVIII, fig. 74) ; la partie terminale étirée en pointe fine, repose obliquement sur le manche.

Les 8 boucliers thoraciques sont assez saillants ; les deux premiers sont à peine séparés l'un de l'autre par un léger sillon. Ceux de l'abdomen sont divisés en deux parties égales par le sillon copragogue qui passe obliquement à l'autre face au niveau du premier segment abdominal, où se fait l'inversion des soies. Les sétigères abdominaux sont au nombre d'une trentaine. Les faisceaux ventraux sont composés de soies d'une seule sorte, plus ou moins coudées, bilimbées, (pl. XVIII, fig. 75 et 76). Chaque tore abdominal présente une seule rangée peu étendue et peu saillante de crochets aviculaires (pl. XVIII, fig. 77), semblables à ceux du thorax, mais à partie postérieure beaucoup plus courte.

Cette espèce nouvelle que je dédie à M. L. Roule appartient au groupe peu nombreux des *Branchiomma* pourvus de deux yeux subterminaux seulement aux deux branchies médianes dorsales, comme *Branchiomma bioculatum* Ehlers (2)

(1) Baron de Saint-Joseph, Les Annélides Polychètes des côtes de Dinard. 3e partie. (*Ann. du Sc. natur., Zoologie*, 7e série, T. XVII, 1894, p. 306, pl. XI, fig. 309.)

(2) E. Ehlers, Florida Anneliden. (*Mem. of the Mus. of compar. Zool. at Harvard College*, T. XV, 1887, p. 260, Taf. LIII, fig. 1-9.)

dont elle diffère d'ailleurs par tout le système de soies, notamment par les soies dorsales du thorax qui sont ici de deux sortes bien distinctes et non d'une seule, comme d'ordinaire. Ehlers rappelle à ce sujet que chez d'autres espèces, notamment chez la *Branchiomma Köllikeri* Claparède et la *Branchiomma lobiferum* Ehlers, cette disposition est déjà indiquée par le fait que les mêmes branchies possèdent des yeux beaucoup plus développés que les autres. L'éminent annédidologue s'est demandé si la réduction du nombre des yeux branchiaux à deux constituait le commencement ou la fin d'une lignée phylogénique. Il semble que la localisation de ces organes des sens sur deux branchies dorsales et le développement plus considérable qu'ils y prennent, marque plutôt le terme que le début d'une série évolutive.

Paris, 7 *décembre* 1907.

EXPLICATION DES PLANCHES

PLANCHE XVI

FIG. 1. *Syllis palifica* Ehlers.
1. Soie à deux pointes résultant de la soudure de la serpe et de la hampe. Gr. : 635.

FIG. 2-7. *Podarke pugettensis* Johnson.
2. Partie antérieure du corps, face dorsale. Gr. : 62.
3. Partie antérieure du corps, face ventrale. Même grossissement.
4. Parapode, région moyenne du corps. Gr. : 62.
5. Soie en fourche de la rame supérieure. Gr. : 635.
6. Soie à longue serpe de la rame inférieure. Gr. : 385.
7. Soie à serpe courte de la même rame. Même grossissement.

FIG. 8-10. *Phyllodoce parvula* Gravier.
8. Partie antérieure du corps, face dorsale. Gr. : 63.
9. Soie composée. Gr. : 860.
10. Partie postérieure du corps, face dorsale. Gr. : 63.

FIG. 11-14. *Eulalia personata* Gravier.
11. Partie antérieure du corps, face dorsale. Gr. : 29.
12. Parapode de la région moyenne du corps. Gr. : 63.
13. Soie composée. Gr. : 635.
14. Partie postérieure du corps, face dorsale. Gr. : 62.

FIG. 15-20. *Pseudonereis gallapagensis* Kinberg.
15. Partie antérieure du corps, avec la trompe dévaginée, face dorsale, Gr. : 8.
16. Partie antérieure du corps, avec la trompe dévaginée, face ventrale. Gr. : 8.
17. Parapode de la partie antérieure du corps. Gr. : 36.
18. Soie à arête longue. Gr. : 385.
19. Soie à serpe courte. Gr. : 385.
20. Parapode de la partie postérieure du corps. Gr. ; 36.

PLANCHE XVII

FIG. 21-28. *Marphysa Schmardai* Gravier.
21. Partie antérieure du corps, face dorsale. Gr. : 29.
22. Parapode de la région moyenne du corps. Gr. : 49.
23. Soie simple du faisceau supérieur. Gr. : 635.
24. Soie en peigne du faisceau supérieur, dans la région antérieure du corps. Gr. : 635
25. Soie à arête courte du faisceau inférieur. Gr. : 635.
26. Soie à arête longue du même faisceau. Gr. : 635.
27. Crochet encapuchonné. Gr. 635.
28. Soie en peigne du faisceau supérieur, dans la région postérieure du corps. Gr. : 635
FIG. 29-30. *Lumbriconereis tetraura* Schmarda.
29. Soie encapuchonnée. Gr. : 385.
30. Soie encapuchonnée, autre type. Gr. : 385.
FIG. 31-34. *Chrysopetalum Riveti* Gravier.
31. Parapode de la région moyenne du corps. Gr. : 62.
32. Palée. Gr. : 385.
33. Soie à serpe longue. Gr. : 635.
34. Soie à serpe courte. Gr. : 635.
FIG. 35-36. *Audouinia polytricha* Schmarda.
35. Soie capillaire. Gr. : 320.
36. Crochet. Gr. 320.
FIG. 37-38. *Heterocirrus* sp. ?
37. Partie antérieure du corps, face dorsale. Gr. 62.
38. Crochet de la rame inférieure. Gr. : 635.
FIG. 39-45. *Dodecaceria opulens* Gravier.
39. Partie antérieure du corps vu de profil. Gr. 17.
40. Soie capillaire limbée. Gr. : 385.
41. Parapode du 64e sétigère. Gr. : 133.
42. Crochet en culller du 21e sétigère, rame dorsale. Gr. : 385.
43. Crochet en cuiller du 21e sétigère, rame ventrale. Gr. : 385.
44. Crochet dorsal du 64e sétigère. Gr. : 385.
45. Crochet ventral du 64e sétigère. Gr. : 385.

PLANCHE XVIII

FIG. 46-48. *Polydora* sp. ?
46. Première soie dorsale du 5e sétigère. Gr. : 385.
47. Crochet encapuchonné vu de face. Gr. : 635.
48. Le même, vu de profil. Gr. : 635.
FIG. 49-50. *Scoloplos Grubei* nov. sp.
49. Partie antérieure du corps, face ventrale. Gr. : 17.
50. Parapode de la partie antérieure du corps. Gr. : 49.
51. Acicule de la rame ventrale, partie antérieure du corps. Gr. : 133.
52. Partie antérieure du même. Gr. : 535.
FIG. 53-57. *Scoloplos Grubei* Gravier.
53. Soie aciculaire vue de profil. Gr. : 535.
54. La même, vue de face. Gr. : 535.
55. Parapode de la partie postérieure du corps. Gr. : 49.
56. Soie anneléc. Gr. : 635.
57. Soie aciculaire de la partie postérieure du corps. Gr. : 385.
FIG. 58-59. *Stylarioides capensis* Mac Intosh.
58. Soie dorsale. Gr. : 635.
59. Soie ventrale. Gr. 320.
FIG. 60-69. *Sabellaria Fauveli* Gravier.
60. Partie antérieure du corps, face ventrale. Gr. : 17.
61. Palée de la rangée externe. Gr. : 49.

62. Palée de la rangée moyenne. Gr. : 49.
63. Palée de la rangée interne. Gr. : 49.
64. Extrémité libre d'une soie du 1er sétigère. Gr. : 385.
65. Soies dorsales du 3e sétigère. Gr. : 114.
66. Soies ventrales du 3e sétigère. Gr. : 114.
67. Parapode de la région abdominale. Gr. : 29.
68. Plaque onciale. Gr. : 635.
69. Soie ventrale de la région abdominale. Gr. : 320.

Fig. 70-77. *Branchiomma Roulei* Gravier.

70. Partie terminale d'une branchie oculifère. Gr. : 62.
71. Soie dorsale thoracique, limbée. Gr. : 385.
72. Soie dorsale thoracique, en spatule. Gr. : 385.
73. Crochet aviculaire thoracique. Gr. : 635.
74. Soie en pioche des tores ventraux du thorax. Gr. : 635.
75. Soie limbée abdominale. Gr. : 385.
76. Autre type de la même sorte de soie. Gr. : 385.
77. Crochet aviculaire abdominal. Gr. : 635.

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

4e SÉRIE, TOME X

Appareil digestif des Rotifères (voir BEAUCHAMP), p. 1.

Beauchamp (P.-M. de). Recherches sur les Rotifères. Les formations tégumentaires et l'appareil digestif, p. 1.

Cordés (Etude sur les affinités naturelles des —) (voir ROULE), p. 447.

François-Franck (Ch.-L.). Etudes expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles. II. Lacertiens fissilingues (Lézard ocellé), p. 547.

Gravier (Ch.). Annelides polychètes recueillis à Payta (Pérou) par M. le Dr Rivet, membre de la mission géodésique de l'Equateur, p. 617.

Hesse (E.). Quelques particularités de la spermatogénèse chez les Oligochètes, p. 411.

Lacertiens fissilingues (Etudes expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles. II. — (Lézard ocellé) (voir FRANÇOIS-FRANCK), p. 547.

Lézard ocellé (Etudes expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles. II. Lacertiens fissilingues —) (voir FRANÇOIS-FRANCK), p. 547.

Notocorde (Etude sur les formes premières de la —) (voir ROULE), p. 447.

Oligochètes (Quelques particularités de la spermatogénèse des —) (voir HESSE), p. 411.

Pérou (Annélides polychètes recueillis à Payta — par M. le Dr Rivet) (voir GRAVIER), p. 617.

Polychètes recueillis à Payta (Pérou) par M. le Dr Rivet (voir GRAVIER), p. 617.

Reptiles (Etudes expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des —. II. Lacertiens fissilingues (Lézard ocellé) (voir FRANÇOIS-FRANCK), p. 547.

Rotifères (Recherches sur les —. Les formations tégumentaires et l'appareil digestif) (voir BEAUCHAMP), p. 1.

Roule (L.). Etude sur les formes premières de la Notocorde et sur les affinités naturelles des Cordés, p. 447.

Spermatogénèse chez les Oligochètes (Quelques particularités de la —) (voir HESSE), p. 411,

tégumentaires (Les formations — des Rotifères) (voir BEAUCHAMP), p. 1.

INDEX ALPHABÉTIQUE DES MATIÈRES

DES DIX VOLUMES DE LA QUATRIÈME SÉRIE

A

Acéphales dimyaires (L'acquisition de la forme arrondie chez les Mollusques — fixés en position pleurothétique) (voir ANTHONY), **II**, N. et R., p. CLXXIII.

Acera bullata Müller (Notes biologiques sur —) (voir LEGENDRE), **IV**, N. et R., p. VI.

Acinétien (Note préliminaire sur un — nouveau, *Dendrosomides paguri*, n. g., n. sp. (voir COLLIN), **V**, N. et R., p. LXIV.

Acinétiens (Note préliminaire sur quelques —) (voir COLLIN), **VII**, N. et R., p. XCIII.

Afrique équatoriale (Essai sur la malacographie de l' —) (voir GERMAIN), **VI**, p. 103.

Afrique (Hydroïdes du Sud-Est de l' —) (voir BILLARD), **VII**, p. 335.

Aggregata vagans n. sp. (Grégarine gymnosporée parasite des Pagures (voir LÉGER et DUBOSCQ), **I**, N. et R. ,p. CXLVII.

Aimé (P.), Recherches sur les cellules interstitielles de l'ovaire chez quelques Mammifères, **VII**, p. 95.

Alcyonaires du Golfe de Tadjourah (Recherches sur quelques —) (voir GRAVIER), **VIII** p. 179.

Alcyonaires (Note préliminaire sur la famille des *Lamippidæ*, Copépodes parasites des —) (voir ZULUETA), **IX**, p. I.

Algérie (*Spelæoniscus Debrugei* n. g., n. sp., Isopode terrestre cavernicole d' —) (voir RACOVITZA), **VII**, N. et R., p. LXIX.

Amœbidium (Sur la biologie, la spécification et la position systématique des —) (voir CHATTON), **V**, N. et R., p. XVII.

Amœbidium recticola (Sur la morphologie et l'évolution de l' —, nouvelle espèce commensale des Daphnies) (voir CHATTON), **V**, N. et R., p. XXXV.

Amaroucium (A new Schizogregarine, parasitic in the alimentary tract of the —) (voir PORTER), **IX**, N. et R., p. XLIV.

Amphibiens (Nouvelles études sur l'équilibre physique des œufs d' — au cours de la maturation) (voir BATAILLON), **III**, N. et R., p, CCXXII.

Ancel (P.). Sur le déterminisme cytosexuel des gamètes. Période de différentiation sexuelle dans la glande hermaphrodite de *Limax maximus*, **I**, N. et R., p. CV.

Ancel (P.). (Voir BOUIN et ANCEL), **I**, p. 437.

Ancel (P.). (Voir BOUIN et ANCEL), **III**, N. et R, p. CXLI.

Ancel (P.). (Voir BOUIN et ANCEL), **III**, p. 391.

Anoplocopea Hanseni n. g., n. sp., Isopode marin de Corse (voir RACOVITZA), **VIII**, N. et R., p. LXXXIV.

Anoplophrya Brasili parasite d'*Audouinia tentaculata* (voir LÉGER et DUBOSCQ), **II**, p, 337.

Antarctic-Expedition (Mitteilungen über einige von der Schwedischen — 1901-1903 eingesamelten Hydroïden) (voir JÄDERHOLM), **III**, N. et R., p. I.

Anthony (R.). L'acquisition de la forme arrondie chez les Mollusques acéphales dimyaires fixés en position pleurotéthique. (Note préliminaire), **II**, N. et R., p. CLXXIII.

Anthony (R.). Etudes et recherches sur les Edentés tardigrades et gravigrades. — I. Les coupures génériques de la famille des *Bradypodidæ*. — II. Les attitudes et la locomotion des Paresseux, **VI**. p. 31.

Anthony (R.) Un cas de siphon supplémentaire chez une *Lutraria elliptica* Lmck., **VII**, N. et R., p. LXXXVIII.

Aphya Ferreri n. sp., un nouveau Gobiidé méditerranéen du genre *Aphya* (voir BUEN et FAGE), **VIII** N. et R., p. CV.

Aplysia punctata Cuv. (Système artériel de l'Aplysie, —) (voir BLATIN et VLÈS), **V**, N. et R., p. XC.

Appareil digestif des Rotifères (voir BEAUCHAMP), **X**, p. 1.

Arago (Bibliothèque du Laboratoire —),
I, N. et R., p. XIV, XXXI, LXXXVI, CXXXVII et CLI.
II, N. et R., p. XXXV, LXVIII, CXXIII, CXXXVIII et CXCIII.
III, N. et R., p. XIV, XXXVIII, LXXVII, XCIX, CLXIX et CCV.
IV, N. et R., p. XXXIV.
V, N. et R., p. XXXI, LXXVIII et CIII.
VIII, N. et R., p. XXXI, LXIII, XC et CXIV.
IX, N. et R., p. XVI.

Araignée marine (Un nouveau type d' — en Méditerranée, *Desidiopsis Racovitzai* n. g., n. sp.) (voir FAGE), **IX**, N. et R., p. LXXV.

Araneae (1re série), Biospéologica III (voir SIMON), **VI**, p. 537.

Arénicole (Origine et rôle de la secrétion des cœcums œsophagiens) (voir BRASIL), **I**, N. et R., p. VI.

Arktische Synaptiden (voir ŒSTERGREN), **III**, N. et R., p. CXXXIII.

Ascidies composées (L'évolution des Diplosomes —) (voir PIZON), **IV**, p. I.

Asterias glacialis (Elevage des larves parthénogénétiques d' —) (voir DELAGE), **II**, p. 27.

Astomata (Les) représentent-ils un groupe naturel ? (voir LÉGER et DUBOSCQ), **II**, N. et R., p. XCVIII.

AUBERT (M.). Le monde organisé. Zoologie et Hygiène, Paléontologie, Botanique (Compte rendu bibliographique), **VII**, N. et R., p. LXVIII.

Autotomie caudale chez quelques Rongeurs (voir CUÉNOT), **VI**, N. et R., p. LXXI.

Axolotl (Les premiers stades de la formation du spermatozoïde chez l' —) (voir BRANCA), **II**, N. et R., p. CV.

B

Baïkal (Résultat d'une expédition zoologique au lac — pendant l'été de 1902) (voir KOROTNEFF), **II**, p. I.
Bard. Sur l'orientation auditive latérale. Réponse à M. Delage, **III**, N. et R., p. CII et CVI.
Bard (L.). De l'indépendance des deux problèmes de la spécificité sexuelle des ovules et de la production des sexes à volonté. Théorie physique de la sexualité, **V**, N. et R., p. I.
Bataillon (E.). La résistance à la chaleur des ébauches et des produits sexuels de *Rana fusca*, **III**, N. et R., p. CCXII.
Bataillon (E.), Nouvelles études sur l'équilibre physique des œufs d'Amphibiens au cours de la maturation, **III**, N. et R., p. CCXXII.
Bataillon (E.). La parthénogénèse expérimentale d'après les derniers travaux de J. Lœb (Revue critique), **III**, N. et R., p. CCXXXIII.
Bataillon (E.) Remarque sur un récent travail de M. Brachet « Recherches expérimentales sur l'œuf de *Rana fusca* » (Archives de Biologie, T. XXI, 1904) (Revue critique), **III**, N. et R., p. CCXXXVI.
Batraciens anoures (Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des — et des Insectes) (voir MERCIER), **V**, p. I.
Batraciens anoures (Le rôle glandulaire des endothéliums, des canaux lymphatiques et des capillaires sanguins rénaux chez les larves des —) (voir BRUNTZ), **VII**, N. et R., p. CXI.
Beauchamp (P. de). Remarques sur *Eosphora digitata* et description de son mâle, **III**, N. et R., p. CCXXV.
Beauchamp (P. de). Instructions pour la récolte et la fixation en masse des Rotifères, **IV**, et R., p. XXVII.
Beauchamp (P. de). Morphologie et variations de l'appareil rotateur dans la série des Rotifères, **VI**, p. 1.
Beauchamp (P. de). Quelques observaitons sur les conditions d'existence des êtres dans la baie de Saint-Jean-de-Luz et sur la côte avoisinante, **VII**, N. et R., p. IV.
Beauchamp (P. de). Recherches sur les Rotifères. Les formations tégumentaires et l'appareil digestif, **X**, p. 1.
Bibliothèque du laboratoire Arago. Mémoires et volumes isolés.
Lettre D. — **I**, N. et R., p. XIV, XXI et LXXVI.
Lettre E. — **I**, N. et R., p. LXXXVIII et CXXXVII
Lettre F. — **I**, N. et R., p. CXXXVIII et CLI.
Lettre G. — **I**, N. et R., p. CLII. **II**, N. et R., p. XXXV et LXVIII.
Lettre H. — **II**, N. et R., p. LXIX, CXXIII et CXXXVIII.
Lettre I. — **II**, N. et R., p. CXXXIX.
Lettre J. — **II**, N. et R., p.. CXL et CXCIII. **III**, N. et R., p. XIV.
Lettre K. — **III**, N. et R., p. XV et XXXVIII.
Lettre L. — **III**, N. et R., p. LXXVII, XCIX. CLXIX et CCV.
Lettre M. — **III**, N. et R., p. CCV. **IV**, N. et R., p. XXXIV. **V.**, N. et R., p. XXXI, LXXVIII et CIII. **VIII**, N. et R., p. XXXI.
Lettre N. — **VIII**, N. et R., p. XXXI et LXIII.
Lettre O. — **VIII**, N. et R., p. LXIII.
Lettre P. — **VIII**, N. et R., p. LXIV et XC.
Lettre Q. — **VIII**, N. et R., p. CXIV.
Lettre R. — **VIII**, N. et R., p. CXV. **IX**, N. et R., p. XVI.
Billard (A.), Deux espèces nouvelles d'Hydroïdes de Madagascar (Note préliminaire), **VI**, N. et R., p. LXXIX.
Billard (A.). Hydroïdes de Madagascar et du sud-est de l'Afrique, **VII**, p. 335.
Billard (A.) Note sur deux variétés nouvelles d'Hydroïdes provenant de l'expédition du « Siboga », **VIII**, N. et R., p. LXXIII.
Billard (A.). Note sur une variété nouvelle d'Hydroïde, **VIII**, N. et R., p. CXII.
Biologie des Platygasters, Hyménoptères parasites (voir MARCHAL), **IV**, p. 485.
Biospeologica.
I. — Essai sur les problèmes biospéologiques (voir RACOVITZA), **VI**, p. 371.
II. — Enumération des grottes visitées, 1904-1906, 1re série (voir JEANNEL et RACOVITZA), **VI**, p. 489.
III. — Araneæ, Chernetes et Opiliones, 1re série (voir SIMON), **VI**, p. 537.
IV. — Isopodes terrestres, 1re série (voir RACOVITZA), **VII**, p. 145.
V. — Coléoptères, 1re série (voir JEANNEL), **VIII**, p. 267.
VI.— Enumération des grottes visitées, 1906-1907, 2e série (voir JEANNEL et RACOVITZA), **VIII**, p. 327.
VII. — Pseudoscorpiones, 2e série (voir ELLINGSEN), **VIII**, p. 415.
VIII. — Palpigradi, 1re série (voir PEYERIMHOFF). **IX**, p. 189.
IX. — Isopodes terrestres, 2e série (voir RACOVITZA), **IX**, p. 239.
biospéologiques (Essais sur les problèmes —) (voir RACOVITZA), **VI**, p. 371.
Biréfringence musculaire (Sur la —) (voir VLÈS), **VIII**, N. et R., p. XL.
Blastoderme (L'origine du feuillet moyen dans un — de Canard sans embryon) (voir WEBER), **V**, N. et R., p. LXXXI.
Blatin (V.) et Fr. VLES. Système artériel de l'Aplysie, *Aplysia punctata* Cuv., **V**, N. et R., p. XC
Borcea (I.). Recherches sur le système urogénital des Elasmobranches, **IV**, p. 199.
Bougainvillia (Parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez —) (voir HALLEZ), **III** p. 133.
Bouin (P.). Sur l'existence d'une double spermatogénèse et de deux sortes de spermatozoïdes chez *Scolopendra morsitans*, **I**, N. et R., p. III.
Bouin (P.) et P. ANCEL. Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des Mammifères, **I**, p. 437.
Bouin (P.). Recherches sur la figure achromatique de la cytodierèse et sur le centrosome, **II**, , N. et R., p. LXXIII.
Bouin (P.) et P. ANCEL. Recherches sur la structure et la signification de la glande interstitielle dans le testicule normal et ectopique du Cheval (Note prélimnaire), **II**, N. et R. CXLI.
Bouin (P.). Recherches sur la figure achromatique de la cytodiérèse. Sur la télophase des gros blastomères chez les Salmonides, **III**, N. et R., p. XCII.
Bouin (P.). Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*, **III**, p. 99.
Bouin (P.) et P. ANCEL. La glande interstitielle du testicule chez le Cheval, **III**, p. 391.

Boutan (L.). Les perles fines. Leur origine réelle, **II**, p. 47.
BRACHET (Voir BATAILLON), **III**, N. et R., p. CCXXXVI.
Brachiures oxyrhynques (Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les —) (voir MINKIEWICZ), **VII**, N. et R., p. XXXVII.
Bradypodidæ (Les coupures génériques de la famille des —) (voir ANTHONY), **VI**, p. 31.
Branca (A.). Le revêtement épithélial du fourreau chez les Colubridés, **II**, N. et R., p. XXXVII.
Branca (A.). Les premiers stades de la formation du spermatozoïde chez l'Axolotl (Note préliminaire), **II**, N. et R., p. CV.
BRANCA (A.) Précis d'histologie (Compte rendu bibliographique), **VII**, N. et R., p. LXVII.
Brasil (L.). Origine et rôle de la secrétion des cœcums œsophagiens de l'Arénicole, **I**, N. et R., p. VI.
Brasil (L.). Contributions à la connaissance de l'appareil digestif des Annélides polychètes. L'épithélium intestinal de la Pectinaire, **II**. p. 91.
Brasil (L.). Recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées, **III**, p. 17.
Brasil (L.). *Eleutheroschizon Duboscqi*, Sporozoaire nouveau parasite de *Scoloplos armiger* O. F. Müller, **IV**, N. et R., p. XVII.
Brasil (L.). Nouvelles recherches sur la reproduction des Grégarines monocystidées, **IV**, p. 69.
Brodsky (A.). Sur une adaptation à la vie littorale chez l'*Onychodactylus acrobates* Entz, **VIII**, N. et R., p. LI.
Brolemann (H. W.). Description des Diplopodes (In : L. LÉGER et O. DUBOSCQ, Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites), **I**, p. 324.
Brolemann (H.-W.), Complément à la description du *Spelæoglomeris Racovitzæ* Silvestri, **VIII**, N. et R., p. CX.
Bruntz (L.). Les reins labiaux des Thysanoures. Anatomie et physiologie. (Note préliminaire), **II**, N. et R., p. LXXXIX.
Bruntz (L.). Etude physiologique sur les Phyllopodes branchiopodes. Phagocytose et excrétion, **IV**, p. 183.
Bruntz (L.). A propos de la structure histologique de l'organe globuligène des Crustacés décapodes, **V**, N. et R., p. LIX.
Bruntz (L.). La phagocytose chez les Diplopodes ; globules sanguins et organes phagocytaires, **V**, p. 491.
Bruntz (L.). Sur l'existence d'éléments conjonctifs phagocyto-excréteurs chez les Schizopodes, **VI**, N. et R., p. XXIII.
Bruntz (L.). Sur l'existence d'éléments conjonctifs phagocyto-excréteurs chez la Nébalie, **VI**, N. et R., p. XXVIII.
Bruntz (L.). Néphrocytes et néphro-phagocytes des Caprellides, **VI**, N. et R., p. LVI.
Bruntz (L). Remarques sur les organes globuligènes phagocytaires et excréteurs des Crustacés, **VII**, N. et R., p. I.
Bruntz (L.) Le rôle glandulaire des endothéliums des canaux lymphatiques et des capillaires sanguins rénaux chez les larves des Batraciens anoures, **VII**, N. et R., p. CXI.
Bruntz (L.). Etudes sur les organes lymphoïdes phagocytaires et excréteurs des Crustacés supérieurs, **VII**, p. 1.
Bruntz (L.). Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les Thysanoures, **VIII**, p. 471.
Bruntz, Voir CUÉNOT, GONET et BRUNTZ, **IX**, N. et R., p. XLIX.
Bruntz (L.). Sur l'existence d'organes globuligènes chez les Cumacés, **IX**, N. et R., p. LXV.
Bruntz (L.), Les reins labiaux et les glandes céphaliques des Thysanoures, **IX**, p. 195.
Buen (O. de). et L. FAGE. Un nouveau Gobiidé méditerranéen du genre *Aphya : Aphia Ferreri* n. sp., **VIII**, N. et R., p. CV.
Bugnion (E.) et N. POPOFF. La spermatogénèse du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm), **III**, p. 339.
Buckman (S.-S.). Voir SCHUCHERT et BUCKMAN, **IV**, N. et R., p. XIV.

C

Caprellides (Néphrocytes et néphro-phagocytes des —) (voir BRUNTZ), **VI**, N. et R., p. LVI.
Cardium edule L. (Biologie, histologie et embryologie d'un Rhabdocoele parasite du —, *Paravortex cardii* n. sp.) (voir HALLEZ), **IX**, p. 429.
Caularchus mœandricus (Sur les reins du —) (voir GUITEL), **IV**, N. et R., p. I.
Caularchus (Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiesocidés) (voir GUITEL), **V**, p. 505.
Caullery (M.) et F. MESNIL. Recherches sur les Haplosporidies, **IV**, p. 101.
Caullery (M.) et A. LAVALLÉE. La fécondation et le développement de l'œuf des Orthonectides. I. *Rhopalura ophiocomæ*, **VIII**, p. 421.
CAYLA (V.). Voir PELLEGRIN et CAYLA, **VII**, N. et R., p. LXVIII.
Cellules séminales chez *Scolopendra cingulata*. Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. (Voir BOUIN), **III**, p. 99.
Centrosome (Quelques réflexions sur le —) (voir VOINOV), **I**, N. et R., p. XVII.
Centrosome (Recherches sur le —) (voir BOUIN), **II**, N. et R., p. LXXIII.
Céphalopodes (Fonctions absorbante et excrétrice du foie des —) (voir CUÉNOT), **VII**, p. 227.
Céphalopodes (Contribution à l'étude des systèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des —) (voir GUÉRIN) **VIII**, p. I.
Céphalopodes (Recherches chimiques sur les cœurs branchiaux des —) (voir CUÉNOT, GONET et BRUNTZ), **IX**, N. et R., p. XLIX.
Chatton (E.). Sur la biologie, la spécification et la position systématique des *Amœbidium*, **V**, N. et R., p. XVII.
Chatton (E.). Sur la morphologie et l'évolution de l'*Amœbidium recticola*, nouvelle espèce commensale des Daphnies, **V**, N. et R p. XXXV.
Chéloniens (Etudes critiques et expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles. I. — (Tortue grecque) (voir FRANÇOIS-FRANCK), **IX**, p. 31.
Chernetes (1re série). Biospeologica III (voir SIMON), **VI**, p. 537.
Cheval (Structure et signification de la glande interstitielle dans le testicule normal et ectopique du —) (voir BOUIN et ANCEL), **II**, N. et R., p. CXLI.
Cheval (La glande interstitielle du testicule chez le —) (voir BOUIN et ANCEL), **III**, p. 391.

Chevrel (R.), *Scopelodromus isemerinus*, genre nouveau et espèce nouvelle de Diptères marins, **I**, p. I.
Chevrel (R.). Comparaison entre *Scopelodromus isemerinus* Chevrel et *Talassomya Frauenfeldi* Schiner, **II**, N. et R., p. XXIX.
Chichkoff (G.). Sur une nouvelle espèce du genre *Phagocata* Leidy, **I**, p. 401.
Chichkoff (G.). Contribution à l'étude de la faune de la Mer Noire. *Halacaridae* des côtes bulgares, **VII**, p. 247.
Chorisochismus (Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiésocidés) (voir GUITEL), **V**, p. 505.
Chromatine (Disposition spéciale de la — dans la spermatogénèse du *Gryllus campestris* reproduisant des structures observées seulement dans l'ovogénèse) (voir VOINOV), **II**, N. et R., p. LXIII.
Cliona purpurea Hck. n'est pas une Clionide (voir TOPSENT), **VII**, N. et R., p. XVI.
Cliona patera, la Coupe de Neptune (voir TOPSENT), **IX**, N. et R., p. LXIX.
Clionide (*Cliona purpurea* Hck. n'est pas une —) (voir TOPSENT), **VII**, N. et R., p. XVI.
Cloisons chez les Hexactinies (Développement des couples et des paires de —) (voir FAUROT), **I**, p. 359.
Cloisons chez les Hexactinies (Nouvelles recherches sur le développement des —) (voir FAUROT), **IV**, p. 333.
Cobitis fossilis (Régénération de l'épithélium intestinal du —) (voir LUPU), **IX**, p. 417.
Cœcums œsophagiens de l'Arénicole (Origine et rôle de la sécrétion des —) (voir BRASIL), **I**, N. et R., p. VI.
Cœurs branchiaux des Céphalopodes (Recherches chimiques sur les —) (voir CUÉNOT, GONET et BRUNTZ), **IX**, N. et R., p. XLIX.
Coléoptères (1re série) Biospeologica V (voir JEANNEL), **VIII**, p. 267.
Collin (B.). Note préliminaire sur un Acinétien nouveau, *Dendrosomides paguri*, n. g., n. sp., **V**, N. et R., p. LXIV.
Collin (B.). Note préliminaire sur quelques Acinétiens, **VII**, N. et R., p. XCIII.
Collin (B.). Quelques remarques sur *Tokophrya cyclopum* Cl. et C., **VIII**, N. et R., p. XXXIII.
Colpoda (Sulla morfologia e sistematica del genere —) (voir ENRIQUES), **VIII**, N. et R., p. I.
Colubridés (Le revêtement épithélial du fourreau chez les —) (voir BRANCA), **II**, N. et R., p. XXXVII.
Copépodes parasites des Alcyonaires (*Lamippidæ*) (voir ZULUETA), **IX**, p. I.
Cordés (Etude sur les affinités naturelles des —) (voir ROULE), **X**, p. 447.
Corpuscules basaux des formations vibratiles (voir MITROPHANOW), **II**, N. et R., p. CLXVII.
Corse (Recherches sur les Myriapodes de — et leurs parasites avec la description des Diplopodes par H. W. BROLEMANN) (voir (LÉGER et DUBOSCQ), **I**, p. 307.
Corse (*Anoplocopea Hanseni* n. g., n. sp., Isopode marin de —) (voir RACOVITZA), **VIII**, N. et R., p. LXXXIV.
Coupe (La) de Neptune, *Cliona patera* (voir TOPSENT), **IX**, N. et R., p. LXIX.
Coupes microscopiques (Procédé nouveau pour faire des — dans les Animaux pourvus d'un tégument chitineux épais) (voir METALNIKOFF), **II**, N. et R., p. LXVI.
Crustacés décapodes (La maturation des spermatides et la constitution du spermatozoïde chez les —) (voir LABBÉ), **II**, N. et R., p. I.
Crustacés décapodes (L'organe phagocytaire des —) (voir CUÉNOT), **III**, p. I.
Crustacés décapodes (A propos de la structure histologique de l'organe globuligène des —) (voir BRUNTZ), **V**, N. et R., p. LIX.
Crustacés (Remarques sur les organes globuligènes phagocytaires et excréteurs des —) (voir BRUNTZ), **VII**, N. et R., p. I.
Crustacés supérieurs (Etudes sur les organes lymphoïdes phagocytaires et excréteurs des —) (voir BRUNTZ), **VII**, p. 1.
Cuénot (L.). L'hérédité de la pigmentation chez les Souris, **I**, N. et R., p. XXXIII.
Cuénot (L.). L'hérédité et la pigmentation chez les Souris. (Troisième note), **II**, N. et R., p. XLV.
Cuénot (L.). Y a-t-il une relation entre le sexe et la taille des œufs chez les Lépidoptères, **III**, N. et R., p. XVII.
Cuénot (L.). Les races pures et leurs combinaisons chez les Souris (Quatrième note), **III**, N. et R., p. CXXIII.
Cuénot (L.). L'organe phagocytaire des Crustacés décapodes, **III**, p. I.
Cuénot (L.). L'hérédité et la pigmentation chez les Souris (Cinquième note), **VI**, N. et R., p. I.
Cuénot (L.). L'autotomie caudale chez quelques Rongeurs, **VI**, N. et R., p. LXXI.
Cuénot (L.). L'origine des nématocystes des Eolidiens, **VI**, p. 73.
Cuénot (L.). Fonctions absorbante et excrétrice du foie des Céphalopodes, **VII**, p. 227.
Cuénot (L.). Sur quelques anomalies apparentes des proportions mendéliennes, **IX**, N. et R., p. VII.
Cuénot, GONET et BRUNTZ. Recherches chimiques sur les cœurs branchiaux des Céphalopodes. Démonstration du rôle excréteur des cellules qui éliminent le carmin ammoniacal des injections physiologiques, **IX**, N. et R., p. XLIX.
Cumacés (Sur l'existence d'organes globuligènes chez les —) (voir BRUNTZ), **IX**, N. et R., p. LXV.
Cybister Roselii (La spermatogénèse d'été chez —) (voir VOINOV), **I**, p. 173.
Cystobia irregularis (Minch) (On) and allied « neogamous » Grégarines (voir WOODCOCK), **II**, N. et R., p. CXXV.
Cytodiérèse (Recherches sur la figure achromatique de la —) (voir BOUIN), **II**, N. et R., p. LXXIII.
Cytodiérèse (Recherches sur la figure achromatique de la —. Sur la télophase des gros blastomères chez les Salmomonides) (voir BOUIN), **III**, N. et R., p. XCII.

D

Dantan (L.). Notes ichthyologiques, **III**, N. et R., p. LXI.
Défense génitale (La glande interstitielle du testicule a un rôle de —) (voir VOINOV), **III**, N. et R., p. LXXXI.
Delage (Y.). Sur les mouvements de torsion de l'œil, **I**, p. 261.
Delage (Y.). Elevage des larves parthénogénétiques d'*Asterias glacialis*, **II**, p. 27.
Delage (Y.). La parthénogénèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires, **II**, p. 48.

Delage (Y.). Sur l'orientation auditives latérale, **III**, N. et R., p. XLII.
Delage (Y.). Sur l'orientation auditive latérale. Réplique à M. Bard, **III**, N. et R., p. CIV.
Delage (Y.). Nouvelles expériences de parthénogénèse expérimentale, **III**, N. et R., p. CLXIV.
Delage (Y.). Sur les conditions de la parthénogénèse expérimentale et les adjuvants spécifiques de cette parthénogénèse, **VI**, N. et R., p. XXIX.
Delage (Y.). Charles Marty (Notice nécrologique), **VI**, N. et R., p. LI.
Delage (Y.). Les vrais facteurs de la parthénogénèse expérimentale. Elevage des larves parthénogénétiques jusqu'à la forme parfaite, **VII**, p. 445.
Delage (Y.). La parthénogénèse électrique, **IX**, N. et R., p. XXX.
Dendroceratida (Etude sur les —) (voir TOPSENT), **III**, N. et R., p. CLXXI.
Dendrosomides paguri, n. g., n. sp. (Note préliminaire sur un Actinéien nouveau, —) (voir COLLIN), **V**, N. et R., p. LXIV.
Dent d'origine énigmatique (voir ROTHSCHILD et NEUVILLE), **VII**, p. 270.
Desidiopsis Racovitzai n. g., n. sp., nouveau type d'Araignée marine en Méditerranée (voir FAGE), **IX**, N. et R., p. LXXV.
Développement des Platygasters, Hyménoptères parasites (voir MARCHAL), **IV**, p. 485.
Diplopodes (Description des — de Corse) (voir BROLEMANN), **I**, p. 324.
Diplopodes (La phagocytose chez les —) (voir BRUNTZ), **V**, p. 491.
Diplosomes (L'évolution des —) (voir PIZON), **IV**, p. I.
Diptères marins (*Scopelodromus isemerinus* genre nouveau et espèce nouvelle de —) (voir CHEVREL), **I**, p. I.
Drzewina (A.). Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des Ichthyopsidés, **III**, p. 145.
Duboscq (O.). (Voir LÉGER et DUBOSCQ), **I**, N. et R., p. LXXXIX.
Duboscq (O.). (Voir LÉGER et DUBOSCQ), **I**, N. et R., p. CXLI.
Duboscq (O.). (Voir LÉGER et DUBOSCQ), **I**, N. et R., p. CXLVII.
Duboscq (O.). (Voir LÉGER et DUBOSCQ), **I**, p. 307.
Duboscq (O.). (Voir LÉGER et DUBOSCQ), **II**, N. et R., p. XCVIII.
Duboscq (O.). Changement de génération et changement d'hôte chez *Tripanosoma* et *Spirochæte*, d'après FRITZ SCHAUDIN (Revue critique), **II**, N. et R., p. CLV, CLXIX et CLXXXVIII.
Duboscq (O.). (Voir LÉGER et DUBOSCQ), **II**, p. 337.
Dubuisson (H.). Contribution à l'étude du vitellus, **V**, p. 153.

E

Ectyonines (*Heteroclathria Hallezi*, type d'un genre nouveau d' —) (voir TOPSENT), **II**, N. et R., p. XCIII.
Edentés tardigrades et gravigrades (Etudes et recherches sur les —) (voir ANTHONY), **VI**, p. 31.
Elasmobranches (Recherches sur le système uro-génital des —) (voir BORCEA), **IV**, p. 199.
Eléphant d'Afrique (Sur le rein de l' —) (voir PETTIT), **VII**, N. et R., p. CIII.
Elephas (*Loxodon*) *africanus* (Sur le rein de l' —) (voir PETTIT), **VII**, N. et R., p. CIII.
Eleutheroschizon Duboscqi, Sporozoaire nouveau parasite de *Scoloplos armiger* O. F. Müller (Voir BRASIL), **IV**, N. et R., p. XVII.
Elevage des animaux marins (Réglage de la température dans les appareils de laboratoire pour l' —) (voir VIGUIER), **II**, N. et R., p. CLVII.
Ellingsen (E.). Pseudoscorpions (2e série) Biospéologica VII, **VIII**, p. 415.
Embryon de Poulet (Anomalies de l'aire vasculaire de l' —) obtenues expérimentalement (voir FERRET et WEBER), **II**, N. et R., p. LVII.
Embryon (Influence de la piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf de Poule sur l'orientation de l' —) (voir FERRET et WEBER), **II**, N. et R., p. LX.
Enriques (P.). Sur les vaisseaux sanguins du *Sipunculus nudus*, **IV**, N. et R., p. XXIII.
Enriques (P.). Sulla mortologia e sistematica del genere *Colpoda*, **VIII**, N. et R., p. I.
Entelurus æquoreus Linné (Sur l'expulsion des œufs chez l' —) (voir GUITEL), **IX**, N. et R., p. XXIV.
Eolidiens (L'origine des nématocystes des —) (voir CUÉNOT), **VI**, p. 73.
Eosphora digitata (Remarques sur — et description de son mâle) (voir de BEAUCHAMP), **III**, N. et R., p. CCXXV.
Ephémérines (Contributions à l'étude de l'organisation des larves des —) (voir POPOVICI-BAZNOSANU), **V**, N. et R., p. LXVI.
Ergastoplasma. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata* (voir BOUIN), **III**, p. 99.
Evolution des Diplosomes (voir PIZON), **IV**, p. I.
Excreta (Influence des) —) (voir LEGENDRE), **VIII**, N. et R., p. LXXVII.
Excrétion chez les Phyllopodes branchiopodes (voir BRUNTZ), **IV**, p. 183.
Excrétion chez les Thysanoures (voir BRUNTZ), **VIII**, p. 471.

F

Fage (L.). Essai sur la faune des Poissons des îles Baléares et description de quelques espèces nouvelles, **VII**, p. 69.
Fage (L.). Voir MOTZ-KOSSOWSKA et FAGE, **VII**, p. 423.
Fage (L.). Voir de BUEN et FAGE, **VIII**, N. et R., p. CV.
Fage (L.). Un nouveau type d'Araignée marine en Méditerranée, *Desidiopsis Racovitzai* n. g., n. sp., **IX**, N. et R., p. LXXV.
Fascicularidés (Contribution à l'étude de la famille des —) (voir MOTZ-KOSSOWSKA et FAGE), **VII**, p. 423.
Faurot (L.). Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les Hexactinies, **I**, p. 359.
Faurot (L.). Nouvelles recherches sur le développement du pharynx et des cloisons chez les Hexactinies, **VI**, p. 333.
Fécondation (La — chez la Serpule) (voir SOULIER), **V**, p. 405.
Ferret (P.) et A. WEBER. Anomalies de l'aire vasculaire de l'embryon de Poulet obtenues expérimentalement. (Note préliminaire), **II**, N. et R., p. LVII.
Ferret (P.) et A. WEBER. Influence de la piqûre des enveloppes secondaires de l'œuf de

Poule sur l'orientation de l'embryon. (Note préliminaire), **II**, N. et R., p. LX.
Foie des Céphalopodes (Fonctions absorbante et excrétrice du —) (voir CUÉNOT), **VII**, p. 227.
Fourreau chez les Colubridés (Le revêtement épithélial du —) (voir BRANCA), **II**, N. et R., p. XXXVII.
François-Franck (Ch.-A.). Etudes critiques et expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles.
I. Chéloniens (Tortue grecque), **IX**, p. 31.
II. Lacertiens fissilingues (Lézard ocellé), **X**, p. 547.

G

Galleria mellonella (Recherches expérimentales sur les chenilles de —) (voir METALNIKOV), **VIII**, p. 489.
Gamètes (Sur le déterminisme cyto-sexuel des —) (voir ANCEL), **I**, N. et R., p. CV.
Gautrelet (J.). Les pigments respiratoires et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieure, **I**, p. 31.
Germain (L.). Essai sur la malacographie de l'Afrique équatoriale, **VI**, p. 103.
Germinogonie chez les Hyménoptères parasites (voir MARCHAL), **II**, p. 257.
Gérould (L.-H.). The development of Phascolosoma. (Préliminary note), **II**, N. et R., p. XVII.
Glande interstitielle (Structure et signification de la — dans le testicule normal et ectopique du cheval) (voir BOUIN et ANCEL), **II**, N. et R., p. CXLI.
Glandes céphaliques des Thysanoures (voir BRUNTZ), **IX**, p. 195.
Globules sanguins (La phagocytose chez les Diplopodes ; — et organes phagocytaires) (voir BRUNTZ), **V**, p. 491.
Gobiesocidés (Recherches sur l'anatomie des reins de quelques —) (voir GUITEL), **V**, p. 505.
Gobiesox (Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiesocidés) (voir GUITEL), **V**, p. 505.
Gobiidé méditerranéen (Un nouveau — du genre *Aphya*) (voir DE BUEN et FAGE), **VIII**, N. et R., p. CV.
Gonet. Voir CUÉNOT, GONET et BRUNTZ, **IX**, N. et R., p. XLIX.
Gonophores de *Plumularia obliqua* Saunders et *Sertularia operculata* L. (voir MOTZ-KOSSOWSKA), **VII**, N. et R., p. CXIV.
Gravier (Ch). Recherches sur quelques Alcyonaires du Golfe de Tadjourah, **VIII**, p. 179.
Gravier (Ch.). Annélides polychètes recueillis à Payta (Pérou) par M. le Dr Rivet, membre de la mission géodésique de l'Equateur, **X**, p. 617.
Grégarines styloryncliides et sténophorides (Note sur le développement des —) (voir LÉGER et DUBOSCQ), **I**, N. et R., p. LXXXIX.
Grégarine gymnosporée parasite des Pagures (*Aggregata vagans* n. sp.) (voir LÉGER et DUBOSCQ), **I**, N. et R., p. CXLVII.
Gregarines (On *Cystobia irregularis* (Minch.) and alied « neogamous » —) (voir WOODCOCK), **II**, N. et R., p. p. CXXV.
Grégarines monocystidées (Reproduction des —) (voir BRASIL), **III**, p. 17.
Grégarines monocystidées (Nouvelles recherches sur la reproduction des —) (voir BRASIL), **IV**, p. 69.
Grottes visitées, 1904-1906 (1re série) (Enumération des —) (voir JEANNEL et RACOVITZA), **VI**, p. 489.
Grottes visitées, 1906-1907 (2e série) (Enumération des —) (voir JEANNEL et RACOVITZA), **VIII**, p. 327.
Gryllus campestris (Disposition spéciale de la chromatine dans la spermatogénèse du — reproduisant des structures observées seulement dans l'ovogénèse (voir VOINOV), **II**, N et R., p. LXIII.
Guérin (J.). Contribution à l'étude des sytèmes cutané, musculaire et nerveux de l'appareil tentaculaire des Céphalopodes, **VIII**, p. 1.
Guitel (F.). Sur la variation du rein dans le genre *Lepadogaster*, **I**, N. et R., p. XCV.
Guitel (F.). Descriptions comparatives des *Lepadogaster bimaculatus* Pennant et *microcephalus* Brook, **II**, p. 357.
Guitel (F.). Sur les reins du *Caularchus mœandricus* Girard, Gobiésocidé de la côte américaine du Pacifique, **IV**, N. et R., p. I.
Guitel (F.). Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiesocidés : *Lepadogaster*, *Cautarchus*, *Gobiesox*, *Syciases* et *Chorisochismus*, **V**, p. 505.
Guitel (F.). Sur la création d'une station entomologique à la Faculté des sciences de Rennes, **VI**, N. et R., p. XCIII.
Guitel (F.). Sur l'expulsion des œufs chez l'*Enteturus æquoreus* Linné, **IX**, N. et R., p. XXIV.

H

Halacaridae des côtes bulgares. Contribution à l'étude de la faune de la Mer Noire (voir CHICHKOFF), **VII**, p. 247.
Hallez (P.). Notes fauniques, **III**, N. et R., p. XLVII.
Hallez (P.). Observations sur le parasitisme des larves de *Phoxichilidium* chez *Bougainvillia*, **III**, p. 133.
Hallez (P.).. Sur le *Paravortex scrobiculariæ* Wahl, **IV**, N. et R., p. LXXII.
Hallez (P.). Biologie, histologie et embryologie d'un Rhabdocoele parasite du *Cardium edule* L , *Paravortex cardii* n. sp., **IX**, p. 429.
Haplosporidies (Recherches sur les —) (voir CAULLERY et MESNIL), **IV**, p. 101.
Hérédité de la pigmentation chez les Souris (voir CUÉNOT), **I**, N. et R., p. XXXIII. **II**, N. et R., p. XLV. **VI**, N. et R., p. I.
Hesse (E.). Quelques particularités de la spermatogénèse chez les Oligochètes, **X**, p. 411.
Heteroclathria Hallezi type d'un genre nouveau, d'Ectyonines (voir TOPSENT), **II**, N. et R. p. XCIII.
Hexactinies (Développement du pharynx, des couples et des paires de cloisons chez les —) (voir FAUROT), **I**, p. 359.
Hexactinies (Nouvelles recherches sur le développement du pharynx et des cloisons chez les —) (voir FAUROT), **VI**, p. 333.
Hirudinées (Notes histologiques sur les —) (voir SCRIBAN), **VII**, p. 397.
Holothurien (Zwei Koreanische —) (voir OESTERGREN) **III**, N. et R., p. CXCII.
Houssay (F.). Variations expérimentales. Etudes sur six générations de Poules carnivores, **VI**, p. 137.
Houssay (F.). Notes préliminaires sur la forme des Poissons, **VIII**, N. et R., p. XV.

Hydraires gymnoblastiques (Contribution à la connaissance des — de la Méditerranée occidentale) (voir MOTZ-KOSSOWSKA), III, p. 39.
Hydroïden (Mitteilungen über einige, von der schwedischen Antarctic-Expedition 1901-1903 eingesammelten —) (voir JÆDERHOLM), III, N. et R., p. 1.
Hydroïdes de Madagascar (Deux espèces nouvelles d' —) (voir BILLARD), VI, N. et R., p. LXXIX.
Hydroïdes de Madagascar et du sud-est de l'Afrique (voir BILLARD), VII, p. 335.
Hydroïdes provenant de l'expédition du « Siboga » (Note sur deux variétés nouvelles d' —) (voir BILLARD), VIII, N. et R., p. LXXIII.
Hydroïdes (Note sur une variété nouvelle d') (voir BILLARD), VIII, N. et R., p. CXII.
Hyménoptères parasites (Biologie et développement des — I. La Polyembryonie spécifique ou germinogonie) (voir MARCHAL), II, p. 257.
Hyménoptères parasites (Recherches sur la biologie et le développement des —) (voir MARCHAL), IV, p. 485.

I

ichthyologiques (Notes —) (voir DANTAN), III, N. et R., p. LXI.
Ichthyopsidés (Contribution à l'étude du tissu lymphoïde des —) (voir DRZEWINA), III, p. 145.
Impression des mémoires biologiques (Note de Direction relative à l' —), I, N. et R. Supplément, p. I.
Indications spéciales à l'usage des collaborateurs des Archives de Zoologie expérimentale et générale, I, N. et R., Supplément, p. XI.
Infusoires endoparasites (Notes sur les —) I. Les *Astomata* représentent-ils un groupe naturel ?) (voir LÉGER et DUBOSCQ), II, N. et R., p. XCVIII.
Infusoires parasites (Notes sur les —) II. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq parasite d'*Audouinia tentaculata*. — III. *Opalina saturnalis* Léger et Duboscq parasite de *Box boops* L. (voir LÉGER et DUBOSCQ), II, p. 337.
Insectes (Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens anoures et des —) (voir MERCIER), V, p. I.
Instinct de déguisement chez les Brachiures oxyrhynques (Analyse expérimentale de l' — (voir MINKIEWICZ), VII, N. et R., p. XXXVII.
INTERNATIONAL CATALOGUE of scientific literature. L. General Biology (Compte rendu bibliographique), II, N. et R., p. XV.
interstitielle (La glande — du testicule a un rôle de défense génitale) (voir VOINOV), III, N. et R., p. LXXXI.
interstitielle (La glande — du testicule chez le cheval) (voir BOUIN et ANCEL), III, p. 391.
intestinal (L'épithélium — de la Pectinaire) (voir BRASIL), II, p. 91.
Ischyromene Lacazei n., g. n. sp., Isopode méditerranéen de la famille de Sphéromidés (voir RACOVITZA), IX, N. et R., p. LX.
Isopode terrestre cavernicole d'Algérie (*Spelæoniscus Debrugei* n. g., n. sp.) (voir RACOVITZA), VII, N. et R., p. LXIX.
Isopodes terrestres (1r série). Biospéologica IV (voir RACOVITZA), VII, p. 145.
Isopode marin de Corse (*Anoplocopea Hanseni* n. g., n. sp.,—) (voir RACOVITZA), VIII, N. et R., p. LXXXIV.
Isopode méditerranéen de la famille des Sphéromidés (*Ischyromene Lacazei*, n. g., n. sp.) (voir RACOVITZA), IX, N. et R., p. LX.
Isopodes terrestres (2e série), Biospéologica IX, (voir RACOVITZA), IX, p. 239.

J

Jæderholm (E.). Mitteilungen über einige von der schwedischen Antarctic-Expedition 1901-1903 eingesammelten Hydroiden, III, N. et R., p. I.
Jeannel (R.) et E.-G. RACOVITZA. Enumération des grottes visitées, 1904-1906 (1re série). Biospeologica II, VI, p. 489.
Jeannel (R.). Coléoptères (1r série) Biospeologica V, VIII, p. 267.
Jeannel (R.) et E.-G. RACOVITZA. Enumération des grottes visitées 1906-1907 (2e série) Biospeologica VI, VIII, p. 327.

K

Koreanische (Zwei—Holothurien) (voir OESTERGREN), III, N. et R., p. CXCII.
Koronetff (A. de.). Résultats d'une expédition zoologique au lac Baïkal pendant l'été de 1904, II, p. 1.

L

Labbé (A.). La maturation des spermatides et la constitution des spermatozoïdes chez les Crustacés décapodes. (Note préliminaire), II, N. et R., p. 1.
Lacertiens fissilingues (Etudes expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles. II. — (Lézard ocellé) (voir FRANÇOIS-FRANCK), X, p. 547.
Ladreyt (F.). Sur les tubes de Poli de *Sipunculus nudus* (L.), III, N. et R., p. CCXV.
Lamippidæ : Copépodes parasites des Alcyonaires (voir ZULUETA), IX, p. I.
Larves cuirassées de *Thoosa armata* (voir TOPSENT), I, N. et R., p. 1.
Larves parthénogénétiques (Elevage des — jusqu'à la forme parfaite) (voir DELAGE), VII, p. 445.
Lavallée (A.). Voir CAULLERY et LAVALLÉE, VIII, p. 421.
Legendre (R.). Notes biologiques sur *Acera bullata* Müll., IV, N. et R., p. VI.
Legendre (R.). Recherches sur le nanisme expérimental. Influence des excreta, VIII, N. et R., p. LXXVII.
Léger (L.) et O. DUBOSCQ. Note sur le développement des Grégarines stylorynchides et sténophorides, I, N. et R., p. LXXXIX.
Léger (L.) et O. DUBOSCQ. La reproduction sexuée chez *Pterocephalus*, I, N. et R., p. CXLI.
Léger (L.) et O. DUBOSCQ. *Aggregata vagans* n. sp., Grégarine gymnosporée parasite des Pagures, I, N. et R., p. CXLVII.
Léger (L.) et O. DUBOSCQ. Recherches sur les Myriapodes de Corse et leurs parasites, avec la description des Diplopodes par H.-W. BRÖLEMANN, I, p. 307.
Léger (L.) et O. DUBOSCQ. Notes sur les Infu-

soires endoparasites. — I. Les *Astomata* représentent-ils un groupe naturel? II, N. et R., p. XCVIII.
Léger (L.) et O. Duboscq. Notes sur les Infusoires parasites : II. *Anoplophrya Brasili* Léger et Duboscq parasite d'*Aulouiaia tentaculata*. — III. *Opalina saturnalis* Léger et Duboscq parasite de *Bos bonps* L., II, p. 337.
Lepadogaster (Variation du rein dans le genre —) (voir Guitel), I, N. et R., p. XCV.
Lepadogaster bimaculatus Pennant (Descriptions comparatives des — et *microcephalus* Brook) (voir Guitel), II, p. 357.
Lepadogaster microcephalus Brook (Descriptions comparatives des *Lepadogaster bimaculatus* Pennant et —) (voir Guitel), II, p. 357.
Lepadogaster (Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiesocidés) (voir Guitel), V, p. 595.
Lépidoptères (Y a-t-il une relation entre le sexe et la taille des œufs chez les —) (voir Cuénot), III, N. et R., p. XVII.
Letellier (A). Recherches sur le mécanisme intime de la formation de la pourpre chez le *Purpura lapillus* (Deuxième note), I, N. et R., p. XXV.
Levaditi (L.). Le leucocyte et ses granulations (Compte rendu bibliographique), I, N. et R., p. XXX.
Lézard ocellé (Etudes expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles. II. Lacertiens fissilingues. —), X, p. 547.
Limax maximus (Sur le déterminisme cytosexuel des gamètes. Période de différentiation sexuelle dans la glande hermaphrodite de —) (voir Angel), I, N. et R., p. CV.
Lœb (J.) (voir Bataillon), III, N. et R., p. CCXXIII.
Loisel (G.). Recherches sur les caractères différentiels des sexes chez la Tortue mauresque, VI, N. et R., p. XXXVIII.
Lumbricus agricola Hoffm. Spermatogénèse (voir Bugnion et Popoff), III, p. 339.
Lupu (H.). Régénération de l'épithélium intestinal du *Cobitis fossilis*, IX, p. 417.
Lutraria ellintica Lmck (Un cas de siphon supplémentaire chez —) (voir Anthony), VII, N. et R., p. LXXXVIII.
lymphoïde (Contributions à l'étude du tissu — des Ichthyopsidés) (voir Drzewina), III, p. 145.

M

Madagascar (Deux espèces nouvelles d'Hydroïdes de —) (voir Billard), VI, N. et R., p. LXXIX.
Madagascar (Hydroïdes de —) (voir Billard), VII, p. 335.
Malacographie de l'Afrique équatoriale (voir Germain), VI, p. 103.
Mammifères (Recherches sur les cellules interstitielles du testicule des —) (voir Bouin et Angel), I, p. 437.
Mammifères (Recherches sur les cellules interstitielles de l'ovaire chez quelques —) (voir Aimé), VII, p. 95.
Marchal (P.). Recherches sur la biologie et le développement des Hyménoptères parasites. — I. Polyembryonie spécifique ou germinogonie, II, p. 257.
Marchal (P.). Recherches sur la Biologie et le développement des Hyménoptères parasites — II. Les Platygasters, IV, p. 485.
Marty (Charles) (voir Delage), VI, N. et R., p. LI.
Méditerranée occidentale (Hydraires Gymnoblastiques de la —) (voir Motz-Kossowska), III, p. 39.
Méditerranée (Les Scorpénides de la —) (voir Roule), VI, N. et R., p. XIV.
Méditerranée (Trizlides de la —)(voir Roule), IX, N. et R., p. XVII.
mendéliennes (Sur quelques anomalies apparentes des proportions —) (voir Cuénot), IX, N. et R., p. VII.
Mercier (L.). Contribution à l'étude de la phagocytose expérimentale, III, N. et R., p. CXCIX.
Mercier (L.). Les processus phagocytaires pendant la métamorphose des Batraciens anoures et des Insectes, V, p. 1.
Mercier (L.). Notes sur les Myxosporidies, VIII, N. et R., p. LIII.
Mer Noire (Contribution à l'étude de la faune de la —. *Halacaridae* des côtes bulgares) (voir Chichkoff), VII, p. 247.
Meroperina amarouii nov. gen., nov. sp., parasitic in the alimentary tract of the composite Asciliau *Amarouium* sp., (voir Porter), IX, N. et R., p. XLIV.
Mesnil (F). (Voir Caullery et Mesnil), VII, p. 101.
Metalnikov (S.). Sur un procédé nouveau pour faire des coupes microscopiques dans les Animaux pourvus d'un tégument chitineux épais, II, N. et R., p. LXVI.
Metalnikov (S.). Recherches expérimentales sur les chenilles de *Galleria mellonella*, VIII, p. 489.
Métamorphose des Batraciens anoures et des Insectes (Les processus phagocytaires pendant la —) (voir Mercier), V, p. 1.
Métamorphoses des Trématodes (voir Ssinitzin), VII, N. et R., p. XXI.
Microtome à chariot vertical sans glissière (voir Radais), I, N. et R., p. LXV.
Minkiewicz (R.). Analyse expérimentale de l'instinct de déguisement chez les Brachyures oxyrhynques (Note préliminaire), VII, N. et R., p. XXXVII.
Mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata* (voir Bouin), III, p. 99.
Mitrophanow (P.). Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des Paramécies, I, p. 411.
Mitrophanow (P.). Notes sur les corpuscules basaux des formations vibratiles, II, N. et et R., p. CLXVII.
Mollusques acéphales dimyaires (L'acquisition de la forme arrondie chez les — fixés en position pleurothétique) (voir Anthony), II, N. et R., p. CLXXIII.
Motz-Kossowka (S.). Contribution à la connaissance des Hydraires de la Méditerranée occidentale.— I. Hydraires gymnoblastiques, III, p. 39.
Motz-Kossowska (S.). Sur les gonophores de *Plumularia obliqua* Saunders et *Sertularia opercolata* L., VII, N. et R., p. CXIV.
Motz-Kossowski (S.) et L. Fage. Contribution à l'étude de la famille des Fascularidés, VII, p. 423.
Motz-Kossowska (S.). Quelques considérations à propos de *Plumularia Lichtensterni* Mark.-Turn., IX, N. et R., p. LV.
musculaires (Questions relatives aux cellules —)

(voir PRENANT), I, N. et R., p. XLI, LII, LXXVI, C et CXV. II, N. et R., p. C, CXIII et CXXIX. III, N. et R., p. XXII, LIII et CVIII.
Myoblastes (Questions relatives aux cellules musculaires. I. Les — en général) (voir PRENANT), I, N. et R., p. XLI et LII.
Myoblastes (Questions relatives aux cellules musculaires. — II, Les — en particulier) (voir PRENANT), I, N. et R., p. LV et LXXVI.
Myriapodes de Corse et leurs parasites (voir LÉGER et DUBOSCQ), I, p. 397.
Myriapodes cavernicoles nouveaux de la région orientale des Pyrénées (Description de —) (voir SILVESTRI), VIII, N. et R., p. LXV.
Myxosporidies (Notes sur les —) (voir MERCIER), VIII, N. et R., p. LIII.

N

Nanisme expérimental (Recherches sur le —) (voir LEGENDRE), VIII, N. et R., p. LXXVII.
Nébalie (Sur l'existence d'éléments conjonctifs phagocyto-excréteurs chez la —) (voir BRUNTZ), VI, N. et R., p. XXVIII.
Nématocystes (L'origine des — des Eolidiens) (voir CUÉNOT), VI, p. 73.
Némertes (Sur quelques nouvelles espèces de — de Roscoff) (voir OXNER), VI, N. et R., p. LIX.
Némertes de Roscoff et Villefranche-sur-Mer (Quelques observations sur les —) (voir OXNER), VI, N. et R., p. LXXXII.
Néphrocytes et néphro-phagocytes des Caprellides (voir BRUNTZ), VI, N. et R., p. LVI.
Neuville (H.). Voir ROTHSCHILD et NEUVILLE, VII, p. 270.
Nomenclature des types d'histoire naturelle (voir SCHUCHERT et BUCKMANN), IV, N. et R., p. XIV.
Note de la Direction relative à l'impression des mémoires biologiques, I, N. et R. Supplément p. 1.
Notions générales pour la confection des dessins en vue de la reproduction, I, N. et R. Supplément, p. XIII.
Notocorde (Etude sur les formes premières de la —) (voir ROULE), X, p. 447.

O

Œil (Sur les mouvements de torsion de l' —) (voir DELAGE, I, p. 261.
Œstergren (H.). Zur Kenntniss der skandinavischen und arktischen Synaptiden, III, N. et R., p. CXXXIII.
Œstergren (H.). Zwei koreanische Holothurien, III, N. et R., p. CXCII.
Œuf de Poule (Influence de la piqûre des enveloppes secondaires de l' — sur l'orientation l'embryon) (voir FERRET et WEBER), III, N. et R., p. LX.
Œufs après l'émission des globules polaires (La parthénogénèse par l'acide carbonique obtenue chez les —) (voir DELAGE), II, p. 43.
Œufs (Y a-t-il une relation entre le sexe et la taille des — chez les Lépidoptères) (voir CUÉNOT), III, N. et R., p. XVII.
Œufs (Y a-t-il des — alternativement parthénogénétiques et fécondables (voir VIGUIER), III, N. et R., p. CCVII.
Œufs (Nouvelles études sur l'équilibre physique des — d'Amphibiens au cours de la maturation) (voir BATAILLON), III, N. et R., p. CCXXII.
Œuf de *Rana fusca*. (Remarques sur un récent travail de M. Brachet « Recherches expérimentales sur l' — ») (voir BATAILLON), III, N. et R., p. CCXXXVI.
Œufs (Sur l'expulsion des — chez l'*Entelurus æquoreus* Linné) (voir GUITEL), IX, N. et R., p. XXIV.
Oligochètes (Quelques particularités de la spermatogénèse des —) (voir HESSE), X, p. 411.
Onychodactylus acrobates Entz (Sur une adaptation à la vie littorale chez l' —) (voir BRODSKY), VIII, N. et R., p. LI.
Opalina saturnalis parasite de *Bos boops* L. (voir LÉGER et DUBOSCQ), II, p. 343.
Opiliones (1re série). Biospéologica III (voir SIMON), VI, p. 537.
Organe globuligène des Crustacés décapodes (A propos de la structure histologique de l' —) (voir BRUNTZ), V, N. et R., p. LIX.
Orientation auditive latérale (voir DELAGE), III, N. et R., p. XLII et CIV.
Orientation auditive latérale. Réponse à M. Delage (voir BARD), III, N. et R., p. CII et CVI.
Orthonectides (La fécondation et le développement de l'œuf des —. I. *Rhopolura ophiocomæ*) (voir CAULLERY et LAVALLÉE), VIII, p. 421.
Ovaire (Recherches sur les cellules interstitielles de l'— chez quelques Mammifères) (voir AIMÉ), VII, p. 95.
Oxner (M.). Sur quelques nouvelles espèces de Némertes de Roscoff, VI, N. et R., p. LIX.
Oxner (M.). Quelques observations sur les Némertes de Roscoff et Villefranche-sur-Mer, VI, N. et R., p. LXXXII.

P

Pagures (*Aggregata vagans* n. sp. Grégarine gymnosporée parasite des —) (voir LÉGER et DUBOSCQ), I, N. et R., p. CXLVII.
Palpigradi (1re série), Biospeologica VIII (voir PEYERIMHOFF), IX, p. 189.
Papillons (Sur l'existence d'une double spermatogénèse chez les —) (voir VOINOV), I, N. et R., p. XLIX.
Paramécies (Nouvelles recherches sur l'appareil nucléaire des —) (voir MITROPHANOW), I, p. 411.
Parasites des Myriapodes de Corse (voir LÉGER et DUBOSCQ), I, p. 307.
Pararortex scrobiculariæ Wahl (voir HALLEZ), IX, N. et R., p. LXXII.
Pararortex cardii n. sp. (Biologie, histologie et embryologie d'un Rhabdocoele parasite du *Cardium edule* L., —) (voir HALLEZ), IX, p. 429.
Paresseux (Les attitudes et la locomotion des —) (voir ANTHONY), VI, p. 31.
Parthénogénèse par l'acide carbonique obtenue chez les œufs après l'émission des globules polaires (voir DELAGE), II, p. 43.
Parthénogénèse expérimentale (Nouvelles expériences de —) (voir DELAGE), II, N. et R., p. CLXIV.
Parthénogénèse expérimentale (La — d'après les derniers travaux de J. Loeb) (voir BATAILLON), III, N. et R., p. CCXXXIII.
Parthénogénèse (Sur les conditions de la — expérimentale et les adjuvants spécifiques de cette —) (voir DELAGE), VI, N. et R., p. XXIX.

Parthénogénèse expérimentale (Les vrais facteurs de la —) (voir DELAGE), **VII**, p. 445.
Parthénogénèse électrique (voir DELAGE), **IX**, N. et R., p. XXX.
parthénogénétiques (Elevage des larves — d'*Asterias glacialis*) (voir DELAGE), **II**, p. 27.
Pectinaire (Epithélium intestinal de la —) (voir BRASIL), **II**, p. 91.
PELLEGRIN (I.) et V. CAYLA. Zoologie appliquée, en France et aux Colonies (Compte rendu bibliographique), **VII**, N. et R., p. LXVIII.
Perles fines (Les). Leur origine réelle (voir BOUTAN), **II**, p. 47.
Pérou (Annélides polychètes recueillis à Payta — par M. le Dr Rivet) (voir GRAVIER), **X**, p. 617.
Pettit (A.) Sur le rein de l'Eléphant d'Afrique (*Elephas* (*Loxodon*) *africanus* Blumb.), **VII**, N. et R., p. CIII
Peyerimhoff (P. de). Palpigradi (1re série), Biospeologica VIII, **IX**, p. 189.
PFURTSCHELLER (P.). Zoologische Wandtafeln (Compte rendu bibliographique), **I**, N. et R., p. XIII.
Phagocata Leidy (Sur une nouvelle espèce du genre —) (voir CHICHKOFF), **I**, p. 401.
phagocytaire (L'organe — des Crustacés décapodes) (voir CUÉNOT), **III**, p. 1.
phagocyto-excréteurs (Sur l'existence d'éléments — chez les Schizopodes) (voir BRUNTZ), **VI**, N. et R., p. XXIII.
(Id. — chez la Nébalie) (voir BRUNTZ), N. et R., **VI**, p. XXVIII.
Phagocytose (Contribution à l'étude de la — expérimentale) (voir MERCIER), **III**, N. et R., p. CXCIX.
Phagocytose chez les Phyllopodes branchiopodes (voir BRUNTZ), **IV**, p. 183.
phagocytose (La — chez les Diplopodes) (voir BRUNTZ), **V**, p. 491.
Phagocytose chez les Thysanoures (voir BRUNTZ), **VIII**, p. 471.
Pharynx chez les Hexactinies (Développement du —) (voir FAUROT), **I**, p. 359.
Pharynx chez les Hexactinies (Nouvelles recherches sur le développement du —) (voir FAUROT), **VI**, p. 333.
Phascolosoma (The development of —) (voir GEROULD), **II**, N. et R., p. XVII.
Phisalix (Mme). Origine des glandes venimeuses de la Salamandre terrestre, **I**, N. et R., p. CXXV.
Phoxichilidium (Parasitisme de larves de — chez *Bougainvillia*) (voir HALLEZ), **III**, p. 133.
Phyllopodes branchiopodes (Etude physiologique sur —) (voir BRUNTZ), **IV**, p. 183.
Pigmentation (L'hérédité de la — chez les Souris) (voir CUÉNOT), **I**, N. et R., p. XXXIII. **II**, N. et R., p. XLV. **VI**, N. et R., p. I.
Pigments respiratoires (Les) et leurs rapports avec l'alcalinité apparente du milieu intérieur (voir GAUTRELET), **I**, p. 31.
Pisciculture (Réglage de la température dans les appareils de laboratoire pour la —) (voir VIGUIER), **II**, N. et R., p. CLVII.
Pizon (A.). L'évolution des Diplosomes (Ascidies composées), **IV**, p. 1.
Plankton (Nouvel appareil pour la recherche et la récolte rapide du —) (voir VIGUIER), **V**, N. et R., p. XLIX.
Platygasters (Biologie et développement des —) (voir MARCHAL), **IV**, p. 485.
Plumularia obliqua Saunders (Sur les gonophores de —) (voir MOTZ-KOSSOWSKA), **VII**, N. et R., p. CXIV.
Plumularia Lichtensterni Marek-Turn. (Quelques considérations à propos de —) (voir MOTZ-KOSSOVSKA), **IX**, N. et R., p. LV.
Poissons des îles Baléares (Essai sur la faune des — et description de quelques espèces nouvelles) (voir FAGE), **VII**, p. 69.
Poissons (Notes préliminaires sur la forme des —) (voir HOUSSAY), **VIII**, N. et R., p. XV.
Poli (Sur les tubes de — de *Sipunculus nudus*) (voir LADREYT), **III**, N. et R., p. CCXV.
Polychètes (Contributions à la connaissance de l'appareil digestif des Annelides —. L'épithélium intestinal de la Pectinaire (voir BRASIL), **II**, p. 91.
Polychètes recueillis à Payta (Pérou), par M. le Dr Rivet (voir GRAVIER), **X**, p. 617.
Polyembryonie chez les Hyménoptères parasites (voir MARCHAL), **II**, p. 257.
Polyspermie chez *Protula Meilhaci* (voir SOULIER), **IX**, N. et R., p. LIII.
Popoff (N.). (voir BUGNION et POPOFF), **III**, p. 33..
Popovici-Baznosanu (A.). Contributions à l'étude de l'organisation des larves des Ephémérines, **V**, N. et R., p. LXVI.
Porter (A.). A new Schizogragarine, *Merogregarina amaroucii* nov. gen., nov. sp., parasitie in the alimentary tract of the composite Ascidian *Amaroucium* sp., **IX**, N. et R., p. XLIV.
Poule (La position et l'orientation de l'embryon de — sur le jaune) (voir RABAUD), **IX**, N. et R., p. 1.
Poules carnivores (Variations expérimentales. Etudes sur six générations de —) (voir HOUSSAY), **VI**, p. 137.
Poulet (Anomalies de l'aire vasculaire de l'embryon de — obtenues expérimentalement) (voir FERRET et WEBER), **II**, N. et R., p. LVII.
Pourpre (Recherches sur le mécanisme intime de la formation de la — chez le *Purpura lapillus* (voir LETELLIER), **I**, N. et R., p. XXV.
Prenant (A.). Questions relatives aux cellules musculaires (Revue critique) :
I. Les Myoblastes en général, **I**, N. et R., p. XLI et LII.
II. Des Myoblastes en particulier, **I**, N. et R., p. LV et LXXVI.
III. Evolution de la substance musculaire, **I**, N. et R., p. C et CXV.
IV. La substance musculaire, **II**, N. et R., p. C., CXIII et CXXIX. **III**, N. et R., p. XXII, LIII et CVIII.
Protula Meilhaci (La polyspermie chez —) (voir SOULIER), **IX**, N. et R., p. LIII.
Pseudochromosomes. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales chez *Scolopendra cingulata* (voir BOUIN), **III**, p. 99.
Pterocephalus (La reproduction sexuée chez —) (voir LÉGER et DUBOSCQ), **I**, N. et R., p. CXLI.
Purpura lapillus (Recherches sur le mécanisme intime de la formation de la pourpre chez le —) (voir LETELLIER), **I**, N. et R., p. XXV.
Pyrénées (Description de Myriapodes cavernicoles nouveaux de la région orientale des —) (voir SILVESTRI), **VIII**, N. et R., p. LXV.

R

Rabaud (E.). La position et l'orientation de l'embryon de poule sur le jaune, **IX,** N. et R., p. I.
Races (Les) et leurs combinaisons chez les Souris (voir CUÉNOT), **III,** N. et R., p. CXXIII.
Racovitza (E.-G.). Essai sur les problèmes biospéologiques. Biospeologica **I, VI,** p. 371.
Racovitza (E.-G.). (Voir JEANNEL et RACOVITZA), **VI,** p. 489.
Racovitza (E.-G.). *Spelæoniscus Debrugei*, n. g., n. sp., Isopode terrestre cavernicole d'Algérie (Note préliminaire), **VII,** N. et R., p. LXIX.
Racovitza (E.-G.). Isopodes terrestres (1re série). Biospéologica IV, **VII,** p. 145.
Racovitza (E.-G.). *Anoplocopea Hanseni* n. g., n. sp., Isopode marin de Corse et les affinités des Sphaeromiens cavernicoles, **VIII,** N. et R., p. LXXXIV.
Racovitza (E.-G.). Voir JEANNEL et RACOVITZA, **VIII,** p. 327.
Racovitza (E.-G.). *Ischyromene Lacazei* n. g., n. sp., Isopode méditerranéen de la famille des Sphéromidés (Note préliminaire), **IX,** N. et R., p. LX.
Racovitza (E.-G.). Isopodes terrestres (2e série), Biospeologica **IX, IX,** p. 239.
Radais (M.) Microtome à chariot vertical sans glissière, **I,** N. et R., p. LXV.
Radium (Sur l'influence des rayons du — sur le développement de la Roussette, *Scyllium canicula*) (voir TUR), **V,** N. et R., p. XXXIX.
Rana fusca (La résistance à la chaleur des ébauches et des produits sexuels de —) (voir BATAILLON), **III,** N. et R., p. CCXII.
Rana fusca (Remarques sur un récent travail de M. Brachet « Recherches expérimentales sur l'œuf de — ») (voir BATAILLON), **III,** N. et R., p. CCXXXVI.
Régénération de l'épithélium intestinal du *Cobitis fossilis* (voir LUPU), **IX,** p. 417.
Règles générales pour l'établissement du manuscrit et l'impression des mémoires biologiques, **I,** N. et R. Supplément, p. III.
Rein (Variation du — dans le genre *Lepadogaster*) (voir GUITEL), **I,** N. et R., p. XCV.
Rein de l'Eléphant d'Afrique (voir PETTIT), **VII,** N. et R., p. CIII.
Reins labiaux des Thysanoures. Anatomie et physiologie (voir BRUNTZ), **II,** N. et R., p. LXXXIX.
Reins du *Caularchus mœandricus*, Gobiésocidé de la côte américaine du Pacifique (voir (voir GUITEL), **IV,** N. et R., p. 1.
Reins (Recherches sur l'anatomie des — de quelques Gobiesocidés) (voir GUITEL), **V,** p. 505.
Reins labiaux des Thysanoures (voir BRUNTZ), **IX,** p. 195.
Reproduction des Grégarines monocystidées (voir BRASIL), **III,** p. 17.
Reproduction des Grégarines monocystidées (Voir BRASIL), **IV,** p. 69.
Reptiles (Etudes critiques et expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des —) (voir FRANÇOIS-FRANCK), **IX,** p. 31 et **X,** p. 547.
Rhabdocoele parasite du *Cardium edule* L. (Biologie, histologie et embryologie d'un —, *Paravortex cardii* n. sp.) (voir HALLEZ), **IX,** p. 429.
Rhopalura ophiocomæ (La fécondation et le développement de l'œuf des Orthonectides. I —) (voir CAULLERY et LAVALLÉE), **VIII,** p. 421.
Rongeurs (L'autotomie caudale chez quelques —) (voir CUÉNOT), **VI,** N. et R., p. LXXI.
Roscoff (Sur quelques nouvelles espèces de Némertes de —) (voir OXNER), **VI,** N. et R., p. LIX.
Roscoff (Quelques observations sur les Némertes de —) (voir OXNER), **VI,** N. et R., p. LXXXII.
Rothschild (M. de) et N. NEUVILLE. Sur une dent d'origine énigmatique, **VII,** p. 270.
Rotifères (Instruction pour la récolte et la fixation en masse des —) (voir BEAUCHAMP), **IV,** N. et R., p. XXVII.
Rotifères (Morphologie et variations de l'appareil rotateur dans la série des —) (voir BEAUCHAMP), **VI,** p. 1.
Rotifères (Recherches sur les —. Les formations tégumentaires et l'appareil digestif) (voir BEAUCHAMP), **X,** p. 1.
Roule (L.). Notes ichthyologiques. Les Scorpénides de la Méditerranée, N. et R., **VI,** p. XIV.
Roule (L.). Notes ichthyologiques. Les Triglides de la Méditerranée. Première note : systématique stricte, **IX,** N. et R., p. XVII.
Roule (L.). Etude sur les formes premières de la notocorde et sur les affinités naturelles des Cordés, **X,** p. 447.

S

Saint-Jean-de-Luz (Quelques observations sur les conditions d'existence des êtres dans la baie de — et sur la côte avoisinante (voir BEAUCHAMP), **VII,** N. et R., p. IV.
Salamandre terrestre (Origine de la glande venimeuse de la —) (voir PHISALIX), **I,** N. et R., p. CXXV.
Salmonides (Télophase des gros blastomères chez les —) (voir BOUIN), **III,** N. et R., p. XCII.
Sauropsidés (Sur les premiers stades du développement des vaisseaux extraembryonnaires chez les —) (voir TUR), **VII,** N. et R., p. LXXVII.
SCHAUDIN (F.) (voir DUBOSCQ), **II,** N. et R., p. CLV, CLXIX et CLXXXVIII.
Schizogregarine (A new —, *Merogregarina amaroucii* nov. gen., nov. sp., parasitic in the alimentary tract of the composite Ascidian *Amaroucium* (voir PORTER), **IX,** N. et R., p. XLIV.
Schizopodes (Sur l'existence d'éléments conjonctifs phagocyto-excréteurs chez les —) (voir BRUNTZ), **VI,** N. et R., p. XXIII.
Schuchert (C.) et S.-S. BUCKMAN. La nomenclature des types d'histoire naturelle, N. et R., p. XIV.
Scolopendra morsitans (Sur l'existence d'une double spermatogénèse et de deux sortes de spermatozoïdes chez —) (voir BOUIN), **I,** N. et R., p. III.
Scolopendra cingulata (Ergastoplasme, pseudochromosomes et mitochondria. A propos des formations ergastoplasmiques des cellules séminales de —) (voir BOUIN), **III,** p. 99.
Scoloplos armiger (*Eleutheroschizon Duboscqi* Sporozoaire nouveau parasite de —) (voir BRASIL), **IV,** N. et R., p. XVII.
Scopelodromus isemirenus, genre nouveau et espèce nouvelle de Diptères marins (voir CHEVREL), **I, p. 1.**

Scopelodromus isemerinus Chevrel (Comparaison entre — et *Thalassomya Frauenfeldi* Schiner) (voir CHEVREL), II, N. et R., p. XXIX.
Scorpénides (Notes ichthyologiques. Les — de la Méditerranée) (voir ROULE), VI, N. et R., p. XIV.
Seriban (J.-A.). Notes histologiques sur les Hirudinées, VII, p. 397.
Scyllium canicula (Sur l'influence des rayons du radium sur le développement de la Roussette, —) (voir TUR), V, N. et R., p. XXXIX.
Serpule (La fécondation chez la —) (voir SOULIER), V, p. 405.
Sertularia operculata L. (Sur les gonophores de —) (voir MOTZ-KOSSOWSKA), VII, N. et R., p. CXIV.
Sexes (Recherches sur les caractères différentiels des — chez la Tortue mauresque) (voir LOISEL), VI, N. et R., p. XXXVIII.
Sexualité (De l'indépendance des deux problèmes de la spécificité sexuelle des ovules et de la production des sexes à volonté. Théorie physique de la —) (voir BARD), V, N. et R., p. I.
Signes conventionnels de correction, I, N. et R. Supplément, p. X.
Silvestri (F.). Description de Myriapodes cavernicoles nouveaux de la région orientale des Pyrénées, N. et R., VIII, p. LXV.
Simon (L.). *Araneæ, Chernetes* et *Opiliones* (1re série). Biospeologica III, VI, p. 537.
Siphon supplémentaire chez une *Lutraria elliptica* Lmck. (Voir ANTHONY), VII, N. et R., p. LXXXVIII.
Sipunculus nudus (Sur les tubes de Poli de —) (voir LADREYT), III, N. et R., p. CCXV.
Sipunculus nudus (Sur les vaisseaux sanguins du —) (voir ENRIQUES), IV, N. et R., p. XXIII.
Skandinavische Synaptiden (voir OESTERGREN), III, N. et R., p. CXXXIII.
Soulier (A.). La fécondation chez la Serpule, V, p. 405.
Soulier (A.). La polyspermie chez *Protula Meilhaci*, IX, N. et R., p. LIII.
Souris (L'hérédité de la pigmentation chez les —) (voir CUÉNOT), I, N. et R., p. XXXIII. II, N. et R., p. XLV. VI, N. et R., p. I.
Souris (Les races pures et leurs combinaisons chez les —) (voir CUÉNOT), III, N. et R., p. CXXIII.
Spelæoglomeris Racovitzæ (Complément à la description de —) (voir BRÖLEMANN), VIII, N. et R., p. CX.
Spelæoniscus Debrugei n. g., n. sp., Isopode terrestre cavernicole d'Algérie (voir RACOVITZA), VII, N. et R., p. LXIX.
Spermatides (La maturation des — chez les Crustacés décapodes) (voir LABBÉ), II, N. et R., p. I.
Spermatogénèse (Sur l'existence d'une double — chez *Scolopendra morsitans*) (voir BOUIN), I, N. et R., p. III.
Spermatogénèse (Sur l'existence d'une double — chez les Papillons) (voir VOINOV), I, N. et R., p. XLIX.
Spermatogénèse d'été chez *CybisterRæselii* (voir VOINOV), I, p. 173.
Spermatogénèse du *Gryllus campestris* (Disposition spéciale de la chromatine dans la — reproduisant des structures observées seulement dans l'ovogenèse) (voir VOINOV), II, N. et R., p. LXIII.
Spermatogénèse du Lombric terrestre (*Lumbricus agricola* Hoffm.) (voir BUGNION et POPOFF), III, p. 339.
Spermatogénèse chez les Oligochètes (Quelques particularités de la —) (voir HESSE), X, p. 411.
Spermatozoïdes (Sur l'existence de deux sortes de — chez *Scolopendra morsitans*) (voir BOUIN), I, N. et R., p. III.
Spermatozoïde (La constitution des — chez les Crustacés décapodes) (voir LABBÉ), II, N. et R., p. I.
Spermatozoïde chez l'Axolotl (Les premiers stades de la formation du —) (Voir BRANCA), II, N. et R., p. CV.
Sphéromidés (*Ischyromene Lacazei* n. g., n. sp., Isopode méditerranéen de la famille des —) (voir RACOVITZA), IX, N. et R., p. LV.
Sphæromiens cavernicoles (Affinités des — (voir RACOVITZA), VIII, N. et R., p. LXXXIV.
Spirochæte (Changement de génération et changement d'hôte chez — d'après FRITZ SCHAUDIN) (voir DUBOSCQ), II, N. et R., p. CLV, CLXIX, CLXXXVIII.
Sporozoaire nouveau parasite de *Scoloplos armiger* (*Eleutheroschizon Duboscqi*) (voir BRASIL), IV, N. et R., p. XVII.
Ssinitzin (D.-Th.). Observations sur les métamorphoses des Trematodes, VII, N. et R., p. XXI.
Stappers (L.). Les Sympodes recueillis à la Porte de Kara durant la croisière du duc d'Orléans en 1907, VIII, N. et R., p. XCVII.
Station entomologique à la Faculté des sciences de Rennes (Sur la création d'une —) (voir GUITEL), VI, N. et R., p. XCIII.
Sténophorides (Note sur le développement des Grégarines —) (voir LÉGER et DUBOSCQ), N. et R., I, p. LXXXIX.
Stylorhynchides (Note sur le développement des Grégarines —) (voir LÉGER et DUBOSCQ), I, N. et R., p. LXXXIX.
Syciases (Recherches sur l'anatomie des reins de quelques Gobiesocidés) (voir GUITEL), V, p. 505.
Sympodes recueillis à la Porte de Kara durant la croisière du duc d'Orléans en 1907 (voir STAPPERS), VIII, N. et R., p. XCVII.
Synaptiden (Zur Kenntniss der skandinavischen und arktischen —) (voir OESTERGREN), III, N. et R., p. CXXXIII.

T

Tadjourah (Recherches sur quelques Alcyonaires du Golfe de —) (voir GRAVIER), VIII, p. 179.
tégumentaires (Les formations — des Rotifères) (voir BEAUCHAMP), X, p. 1.
Télophase des gros blastomères chez les Salmonides (voir BOUIN), III, N. et R., p. XCII.
Testicule normal et ectopique du Cheval (Structure et signification de la glande interstitielle dans le —) (voir BOUIN et ANCEL), II, N. et R., p. CXLI.
Testicule (La glande interstitielle du — chez le Cheval) (voir BOUIN et ANCEL), III, p. 391.
Thalassomya Frauenfeldi Schiner (Comparaison entre *Scopelodromus isemerinus* Chevrel et —) (voir CHEVREL), II, N. et R. p. XXIX.
Thoosa armata (Sur les larves cuirassées de —) (voir TOPSENT), I, N. et R, p. I.
Thysanoures (Les reins labiaux des —. Anatomie et physiologie) (voir BRUNTZ), II, N. et R., p. LXXXIX.

Thysanoures (Nouvelles recherches sur l'excrétion et la phagocytose chez les —), (voir BRUNTZ), **VIII**, p. 471.
Thysanoures (Les reins labiaux et les glandes céphaliques des —) (voir BRUNTZ), **IX**, p. 195.
Testicule des Mammifères (Recherches sur les cellules interstitielles du —) (voir BOUIN et ANCEL), **I**, p. 437.
Tokophrya cyclopum Cl. et C. (Quelques remarques sur —) (voir COLLIN), **VIII**, N. et R., p. XXXIII.
Topsent (E.). Sur les larves cuirassées de *Thoosa armata*, **I**, N. et R., p. I.
Topsent (E.). *Heteroclathria Hallezi* type d'un genre nouveau d'Ectyonines, **II**, N. et R., p. XCIII.
Topsent (E.). Etudes sur les *Dendroceratida*, **III**, N. et R., p. CLXXI.
Topsent (E.). *Cliona pururea* Hck, n'est pas une Clionide, **VII**, N. et R., p. XVI.
Topsent (E.). La Coupe de Neptune, *Cliona patera*, **IX**, N. et R., p. LXIX.
Tortue mauresque (Recherches sur les caractères différentiels des sexes chez la —) (voir LOISEL), **VI**, N. et R., p. XXXVIII.
Tortue grecque (Etudes critiques et expérimentales sur la mécanique respiratoire comparée des Reptiles. — I. Chéloniens —) (voir FRANÇOIS-FRANCK), **IX**, p. 31.
Trématodes (Observations sur les métamorphoses des —) (voir SSINITZIN), **VII**, N. et R., p. XXI.
Triglides de la Méditerranée (voir ROULE), **IX**, N. et R., p. XVII.
Trypanosoma (Changement de génération et changement d'hôte chez — d'après FRITZ SCHAUDIN) (voir DUBOSCQ), **II**, N. et R., p. CLV, CLXIX et CLXXXVIII.
Tur (J.). Sur l'influence des rayons du radium sur le développement de la Roussette, *Scyllium canicula*, **V**, N. et R., p. XXXIX.
Tur (J.). Sur les premiers stades du développement des vaisseaux extraembryonnaires chez les Sauropsidés (Note préliminaire), **VII**, N. et R., p. LXXVII.

U

urogénital (Recherches sur le système — des Elasmobranches) (voir BORCEA), **IV**, p. 199.

V

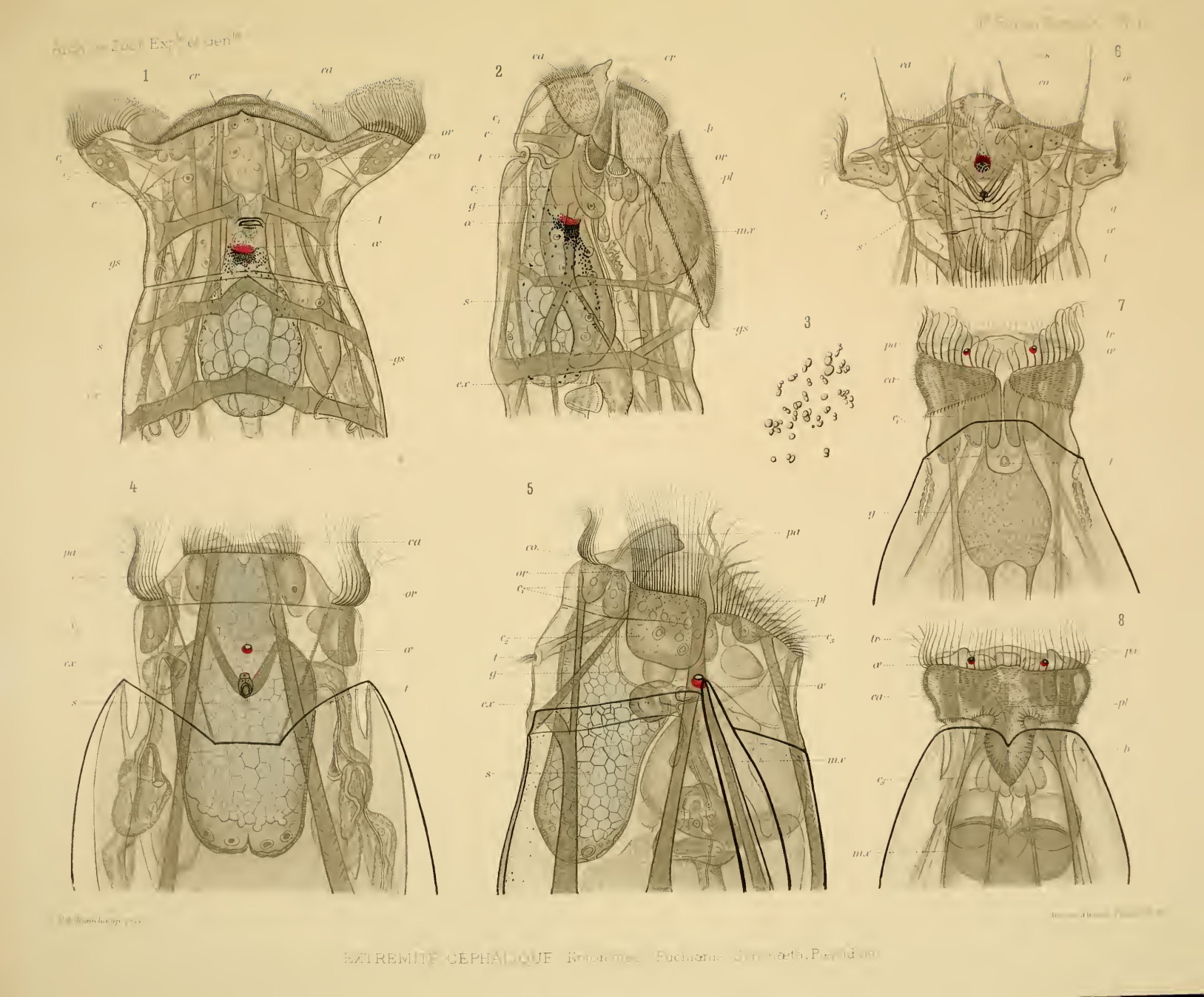
Vaisseaux extraembryonnaires (Sur les premiers stades du développement des — chez les Sauropsidés) (voir TUR), **VII**, N. et R., p. LXXVII.
Vaisseaux sanguins du *Sipunculus nudus* (voir ENRIQUES), **IV**, N. et B., p. XXIII.
VALÉRY MAYET. Catalogue raisonné des Reptiles et Batraciens de la Tunisie (Compte-rendu bibliographique), **II**, N. et R., p. XV.
Variations expérimentales. Etudes sur six générations de Poules carnivores (voir HOUSSAY), **VI**, p. 137.
vasculaire (Anomalies de l'aire — de l'embryon de Poulet obtenues expérimentalement) (voir FERRET et WEBER), **II**, N. et R., p. LVII.
venimeuse (Origine de la glande — de la Salamandre terrestre) (voir PHISALIX), **I**, N. et R., p. CXXV.
Viguier (C.). Réglage de la température dans les appareils de laboratoire pour la pisciculture et l'élevage des Animaux marins **II**, N. et R., **IV**, p. CLVII.
Viguier (C.). Y a-t-il des œufs alternativement parthénogénéthiques et fécondables ? **III**, N. et R., p. CCVII.
Viguier (C.). Nouvel appareil pour la recherche et la récolte rapide du plankton, **V**, N. et R., p. XLIX.
Villefranche-sur-Mer (Quelques observations, sur les Némertes de —) (voir OXNER), **VI**, N. et R., p. LXXXII.
Vitellus (Contribution à l'étude du —) (voir DUBUISSON), **V**, p. 153.
Vlès (Fr.) (Voir BLATIN et VLÈS), **V**, N. et R., p. XC.
Vlès (Fr.). Sur la biréfringence musculaire, **VIII**, N. et R., p. XL.
Voinov (D.-N.). Quelques réflexions sur le centrosome, **I**, N. et R., p. XVII.
Voinov (D.-N.). Sur l'existence d'une double spermatogénèse chez les Papillons, **I**, N. et R., p. XLIX.
Voinov (D.-N.). La Spermatogénèse d'été chez *Cybister Rœsellii*, **I**, p. 173.
Voinov (D.-N.). Sur une disposition spéciale de la chromatine dans la spermatogénèse du *Gryllus campestris* reproduisant des structures observées seulement dans l'ovogénèse, **II**, N. et R., p. LXIII.
Voinov (D.-N.). La glande interstitielle du testicule a un rôle de défense génitale, **III**, N. et R., p. LXXXI.

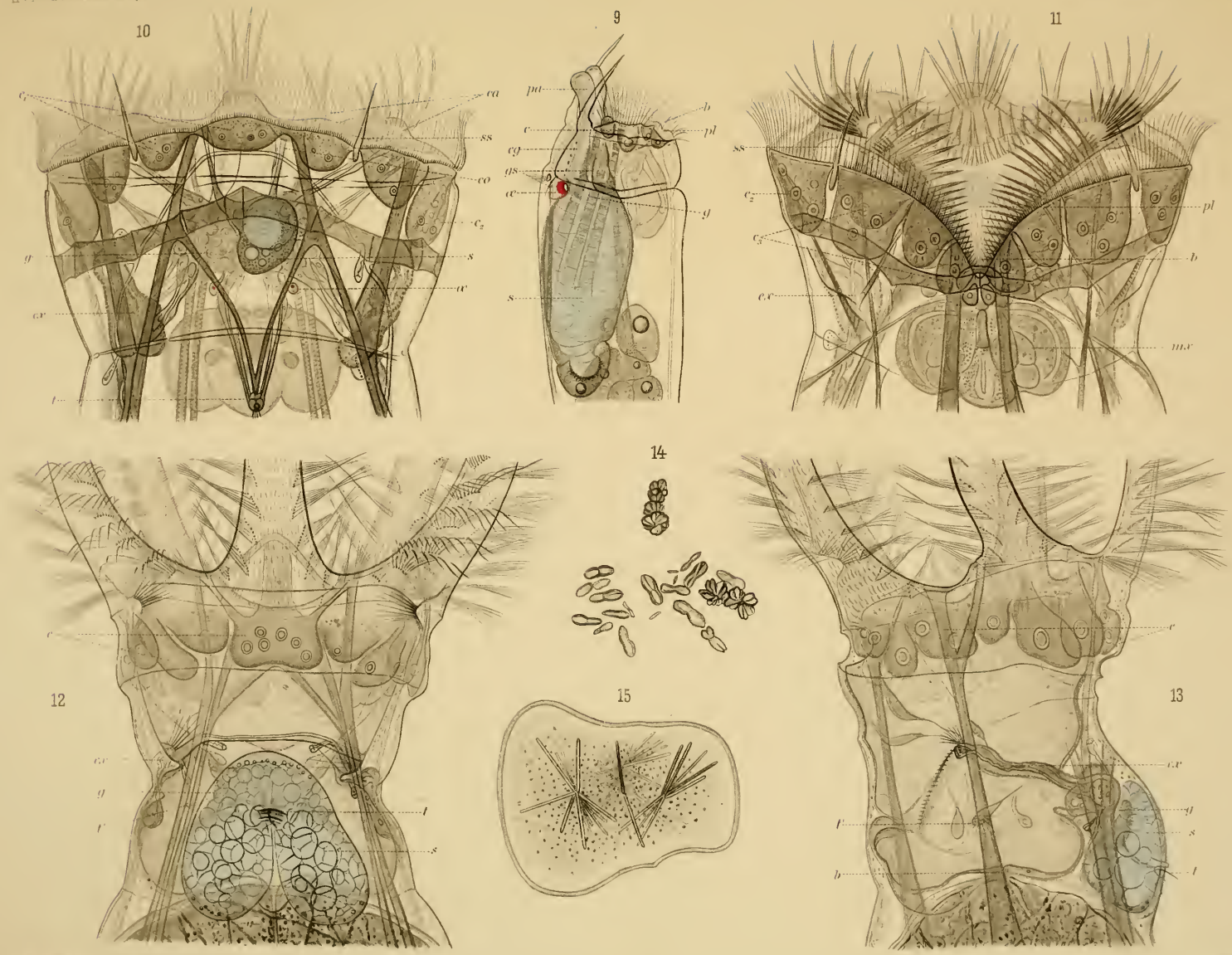
W

Weber (A.) (Voir FERRET et WEBBER), **II**, N. et R., p. LX.
Weber (A.) (Voir FERRET et WEBBER), **II**, N. et R., p. LVII.
Weber (A.). L'origine du feuillet moyen dans un blastoderme de Canard sans embryon, **V**, N. et R., p. LXXXI.
Woodcock (H.-M.). On *Cystobia irregularis* (Minch) and allied « neogamous » Grégarines (Preliminary note), **II**, N. et R., p. CXXV.

Z

Zulueta (A. de). Note préliminaire sur la famille des *Lamippidæ*, Copépodes parasites des Alcyonaires, **IX**, p. 1.


1
2
3
4
5
6
7
8
cr
ca
or
co
c1
c2
c
t
x
gs
s
ex
b
pl
mx
pa
tr
g
EXTREMITÉ CÉPHALIQUE



Pdt Werner & Winter Frankfurt

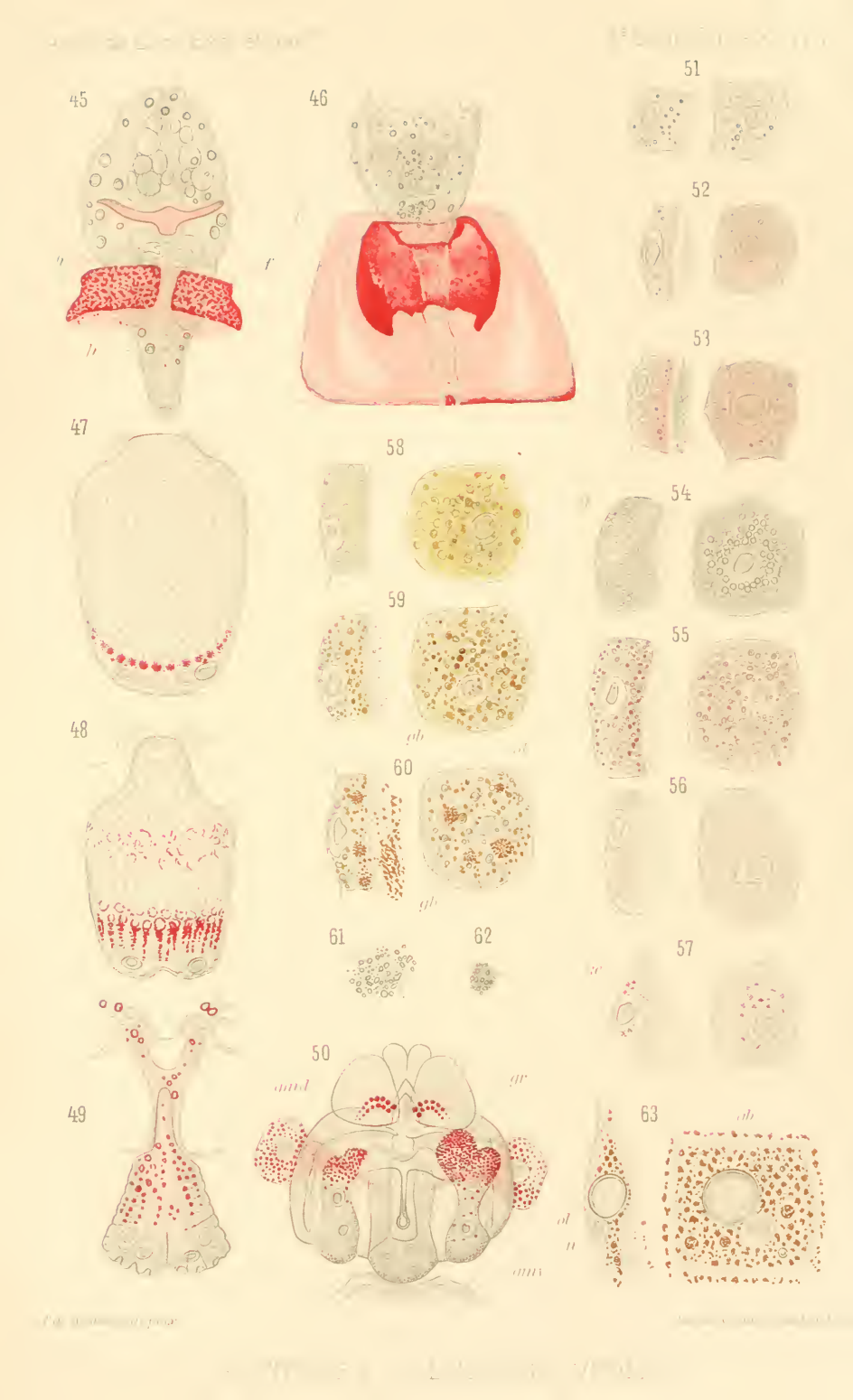
EXTRÉMITÉ CÉPHALIQUE Laurella, Hydatina, Stephanoceros.

P. de Beauchamp pinx.

Werner & Winter Frankfurt a/M

ROTIFÈRES histologie

34
35
33
32
37
36
39
43
40
38
41
44
42


45
46
51
52
53
47
58
54
59
55
48
60
56
61
62
57
50
49
63
amd
gr
ob
ol
n
amv

P. de Beauchamp, del.

Imp. Bertaud

ROTIFÈRES : HISTOLOGIE

P. de Beauchamp, del.

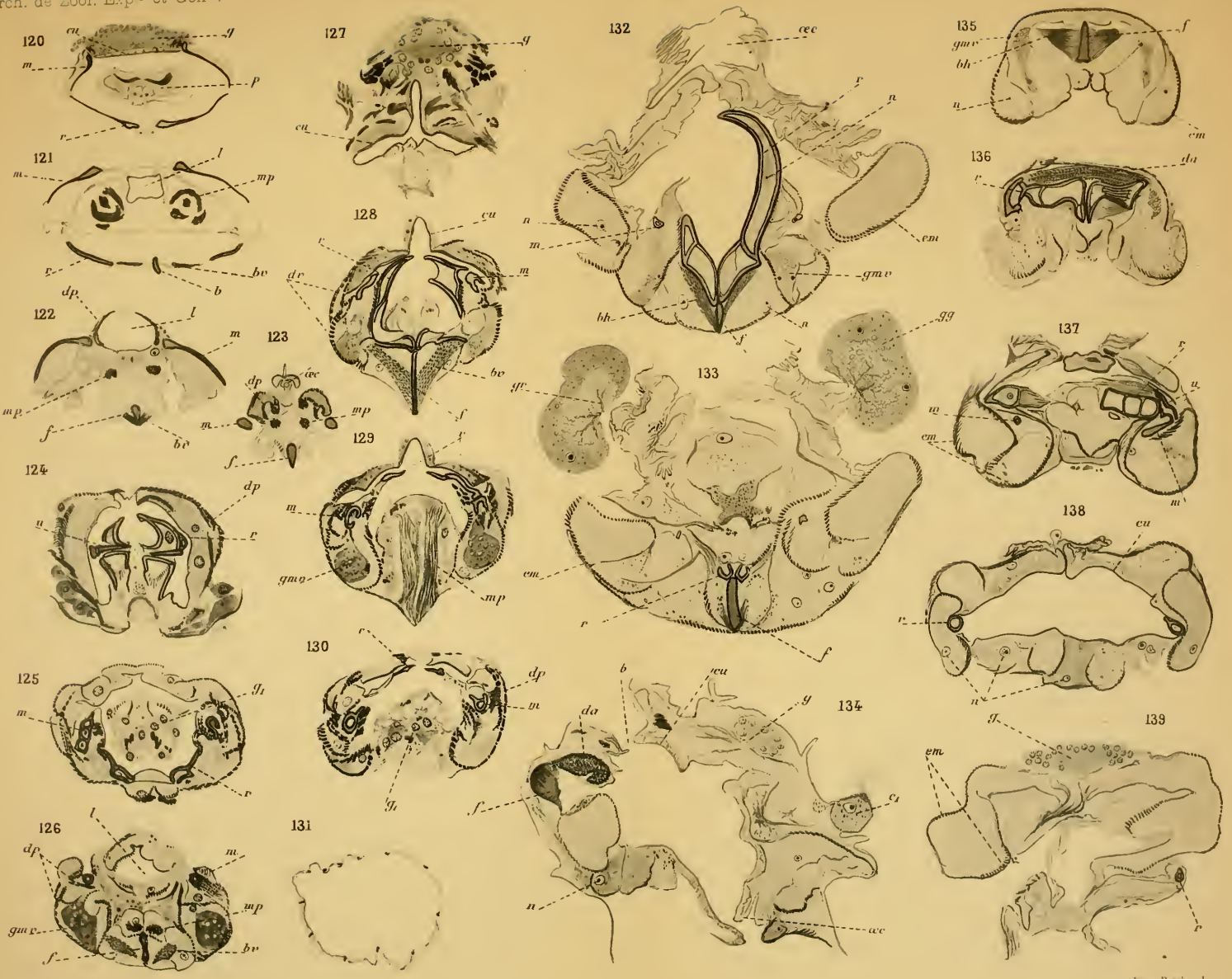
Imp. Berthaud.

MASTAX HYDATINA, CALLIDINA, MELICERTA

P. de Beauchamp, del.

Imp. Berthaud.

MASTAX : NOTOMMATA, RATTULUS, DIGLENA, PLŒSOMA, SYNCHÆTA

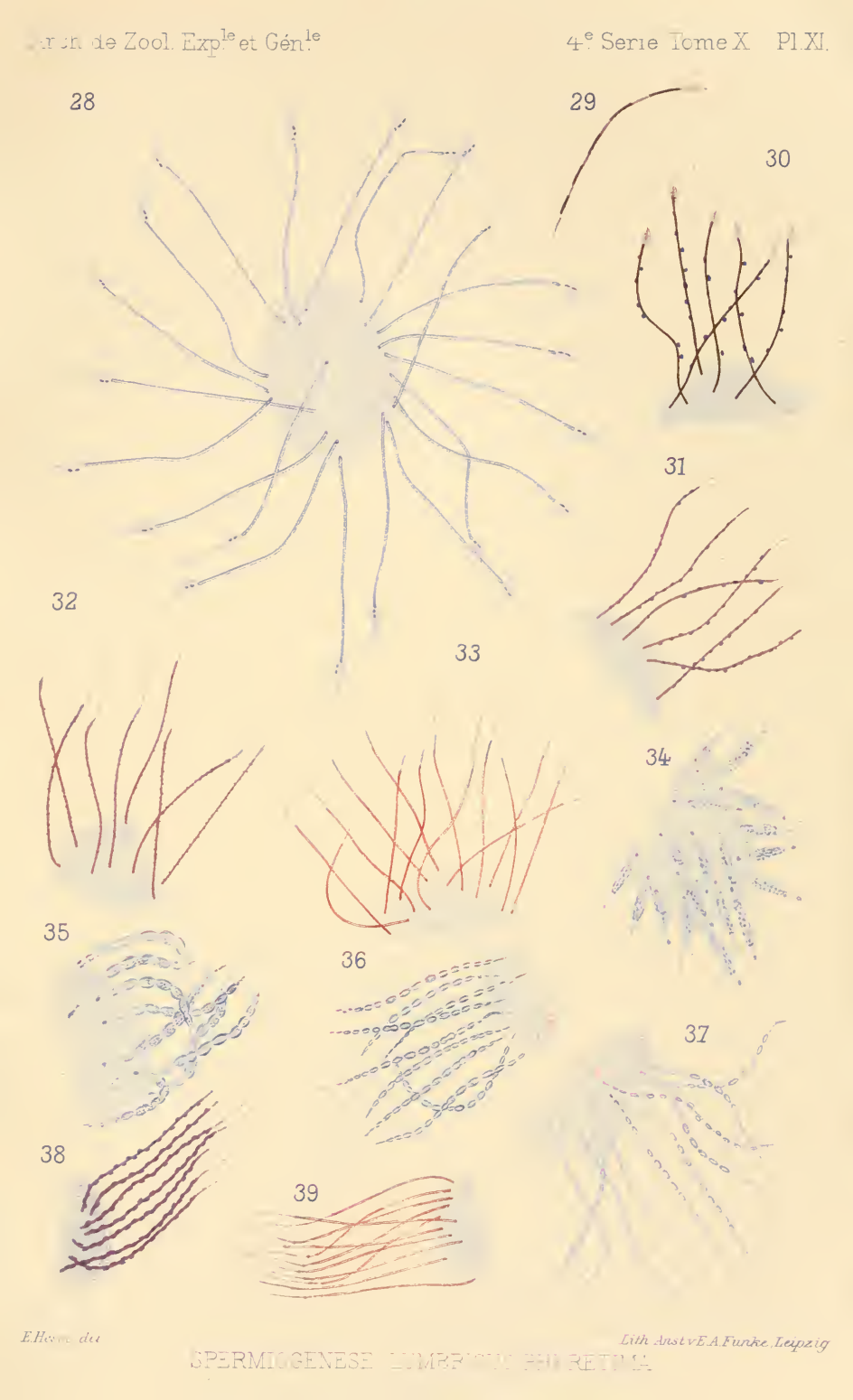


P. de Beauchamp, del.

Imp. Berthaud.

MASTAX : SYNCHÆTA, TRIPHYLUS, ASPLANCHNA

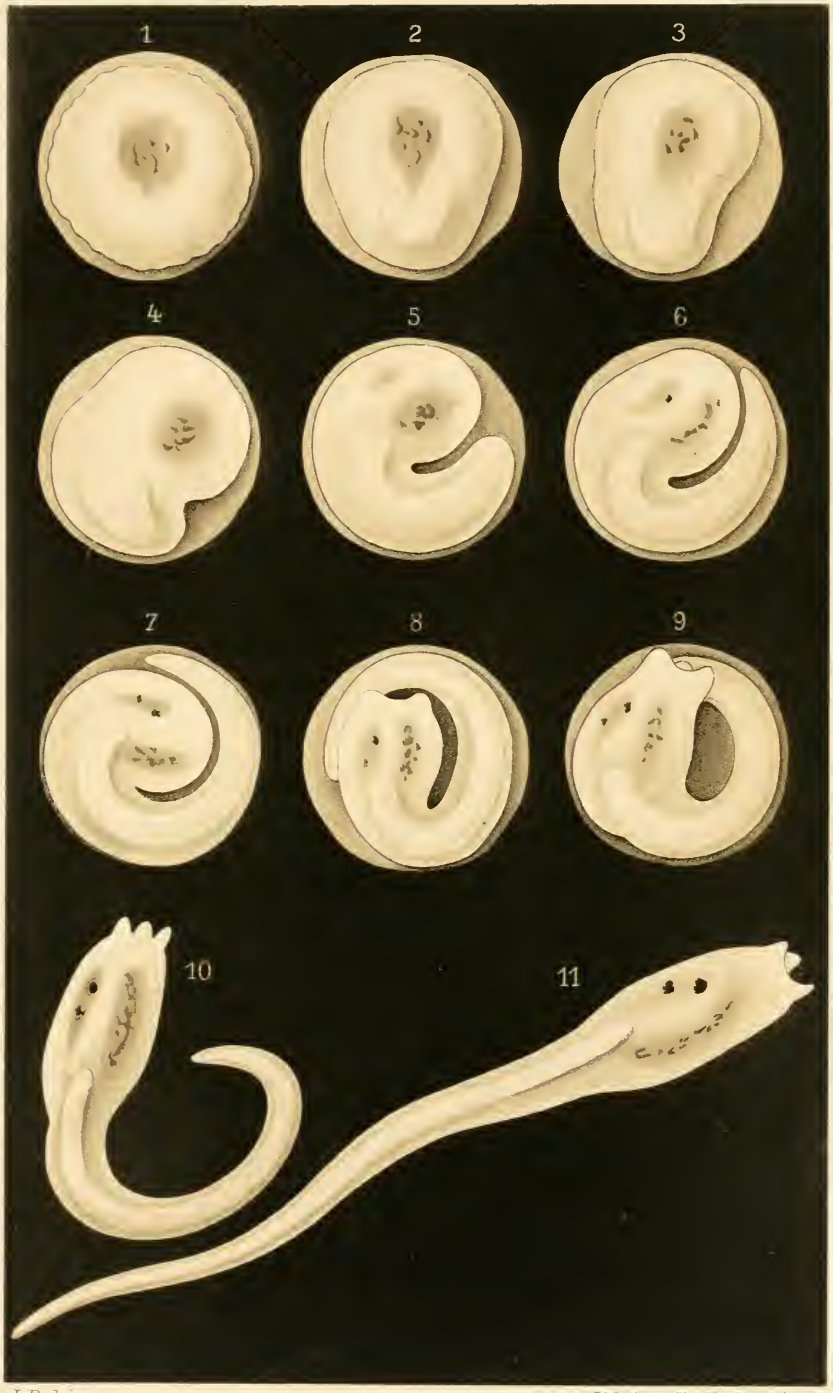
SPERMATOGENESE: LUMBRICUS, PHERETIMA



E. Hesse del.

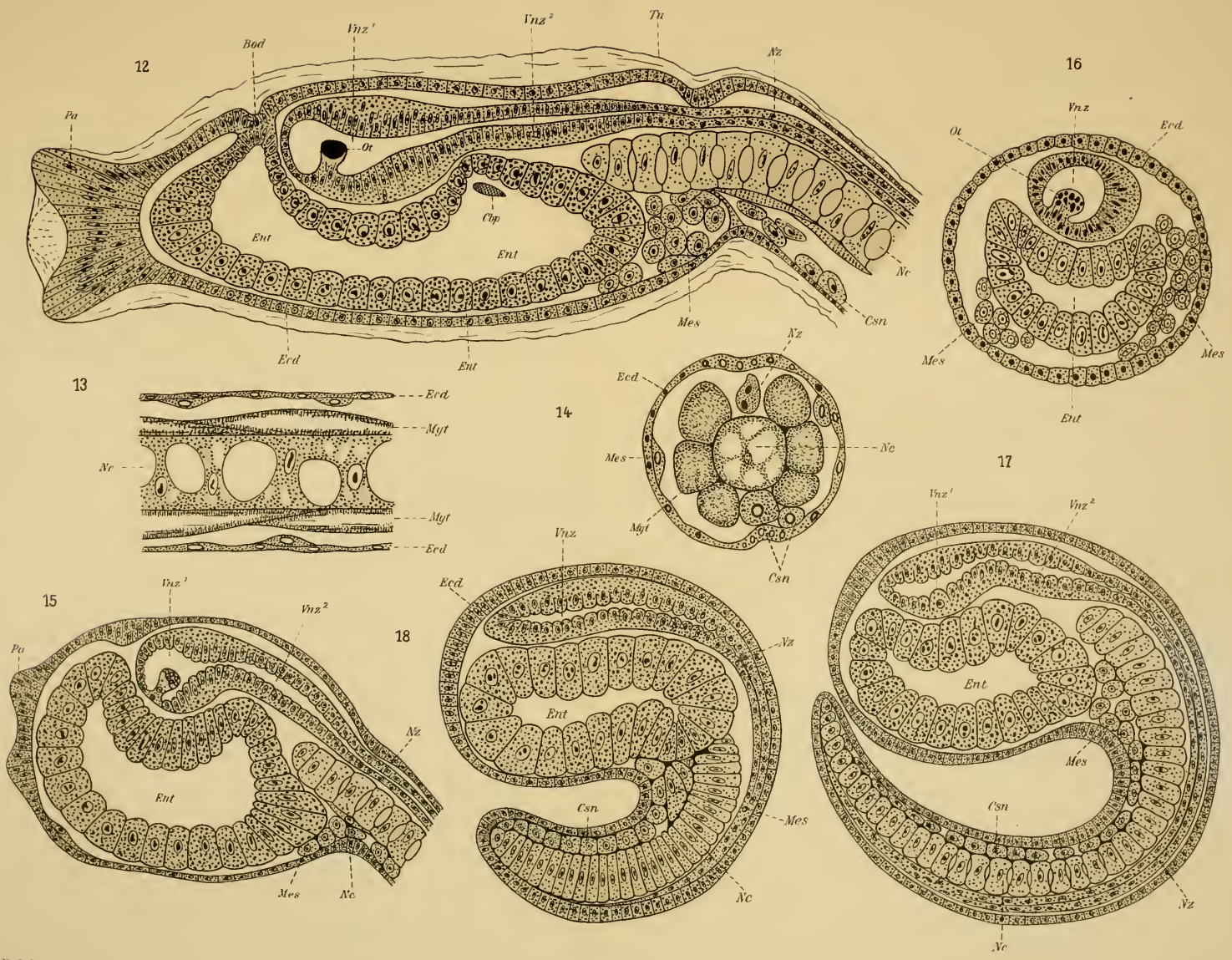
Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

SPERMIOGENESE LUMBRICUS FOETIDUS.



I. R. del. Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig

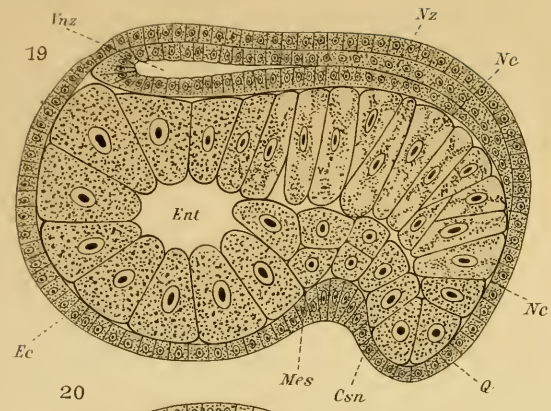
ONTOGÉNIE D'ASCIDIA MENTULA
(CONTOURS ET RELIEF)

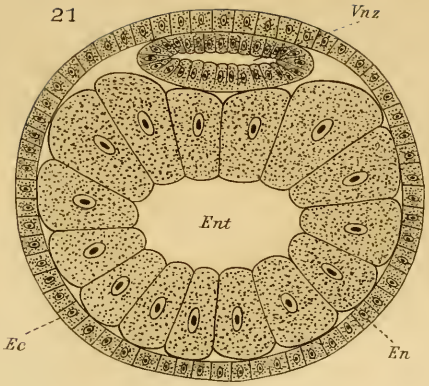


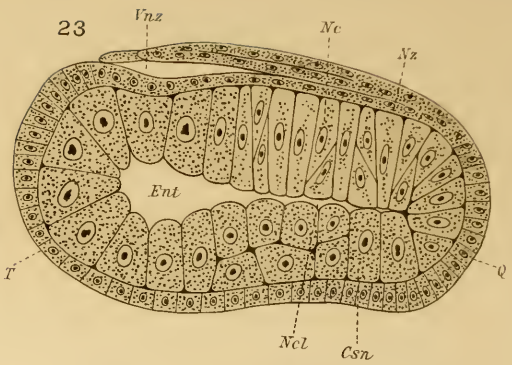
L.R. del.

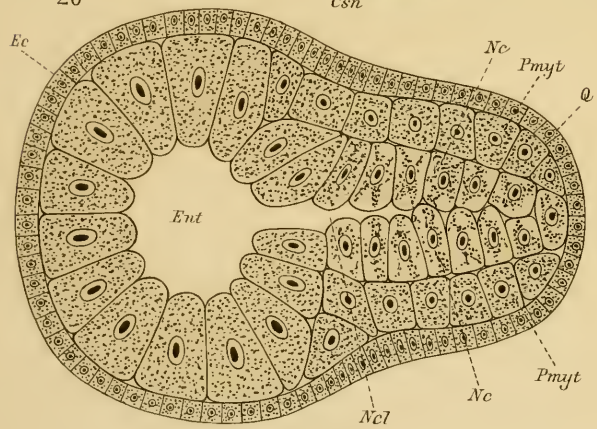
Lith. Anst. v. E.A. Funke, Leipzig.

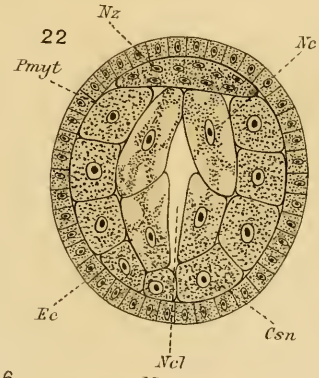
ONTOGÉNIE D'ASCIDIA MENTULA (COUPES)

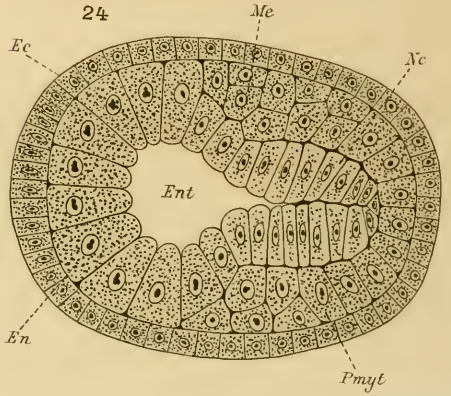


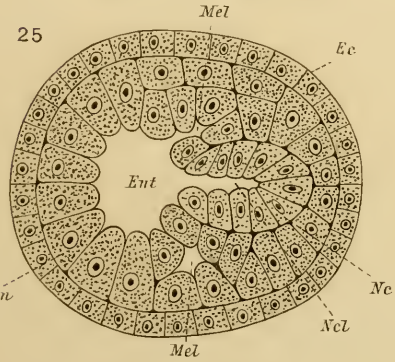


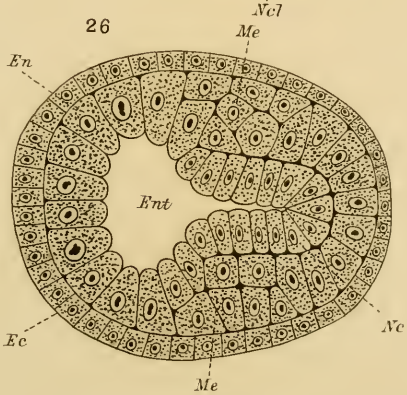


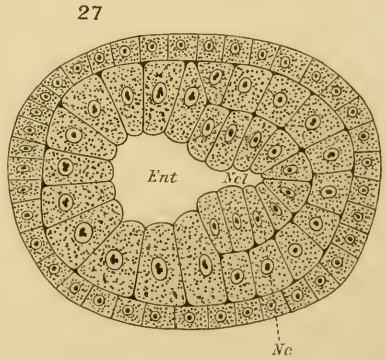








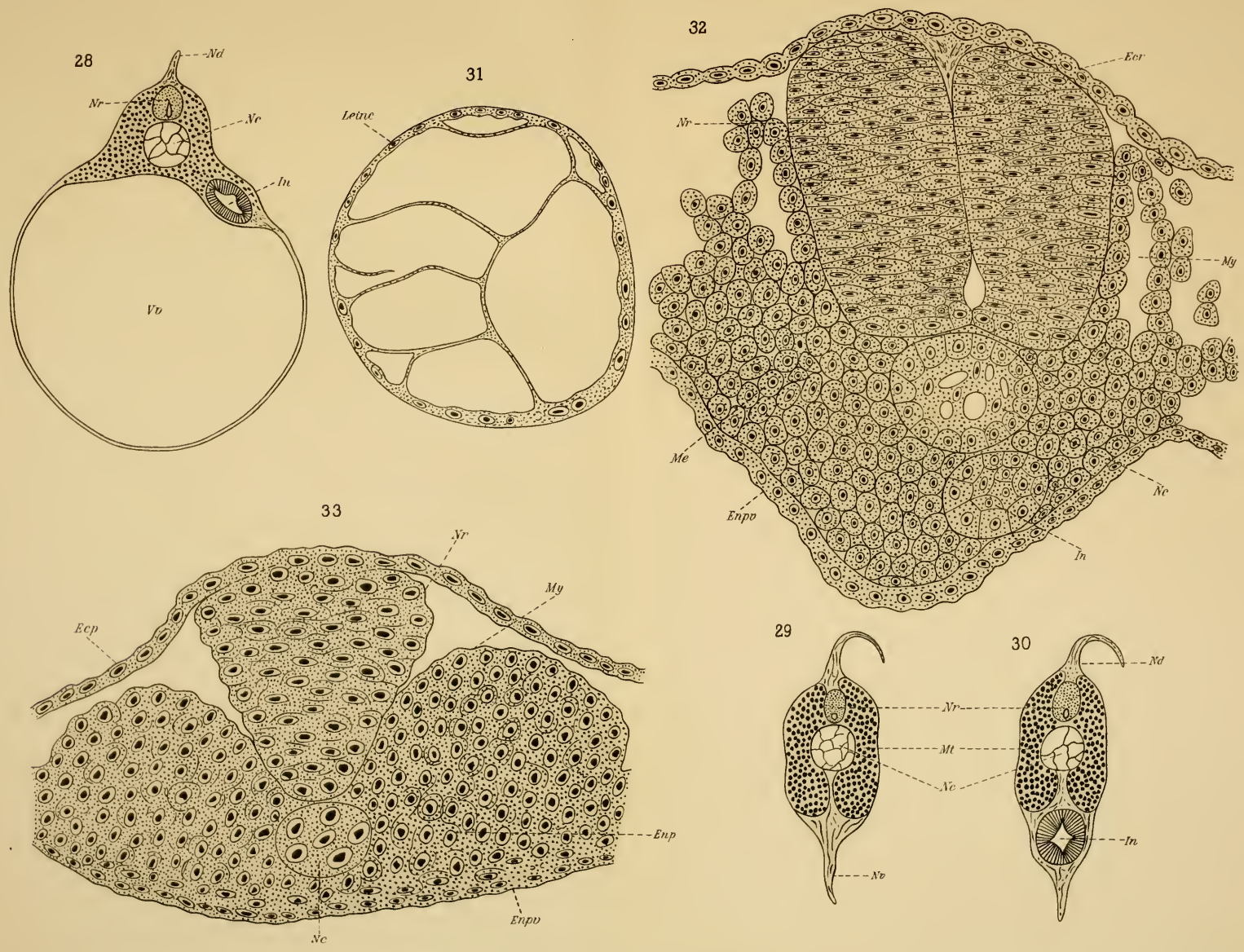




L R del

Lith. Anst. v. E. A. Funke, Leipzig.

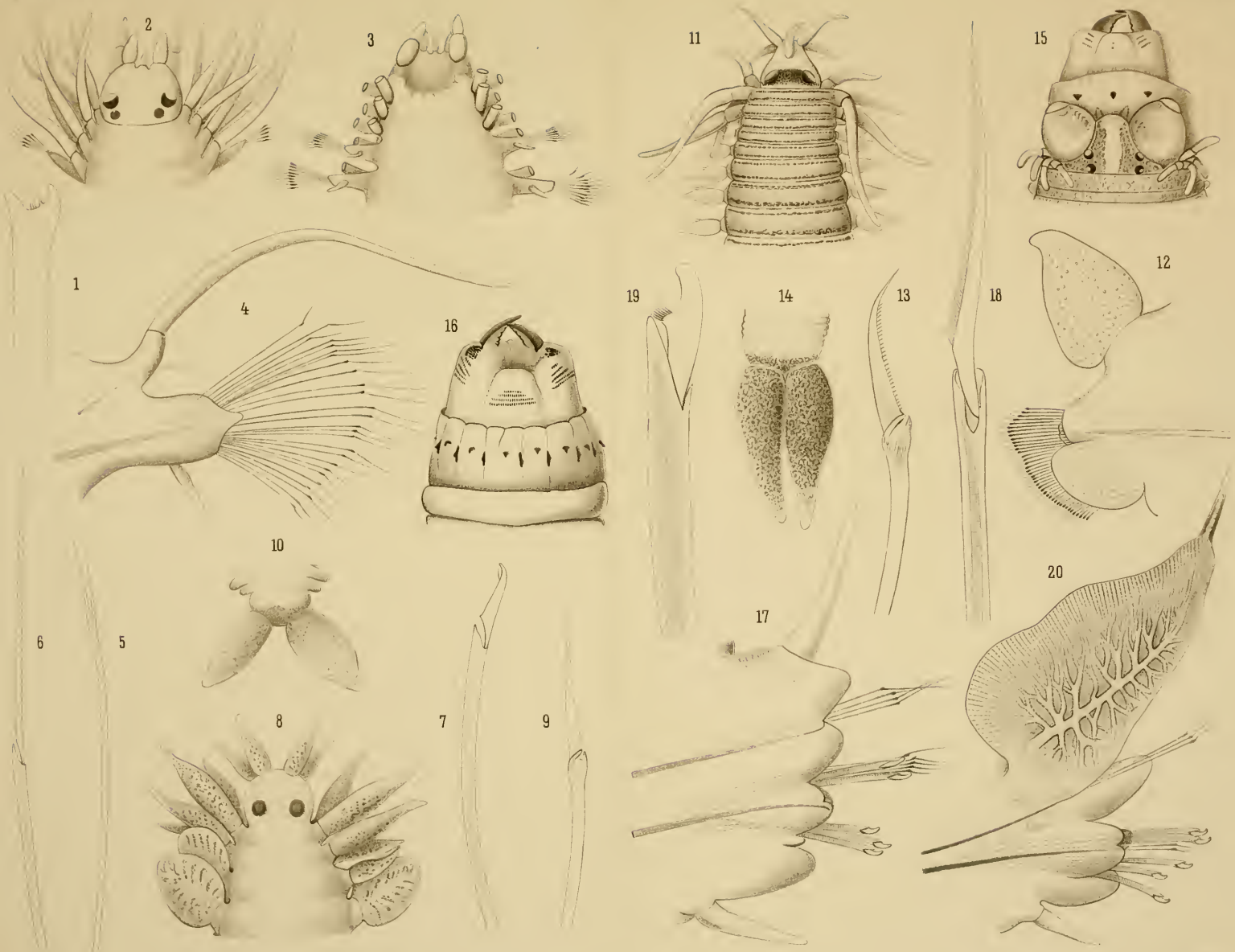
ONTOGÉNIE D'ASCIDIA MENTULA (COUPES)



L R del

Lith Anst v E.A. Funke, Leipzig

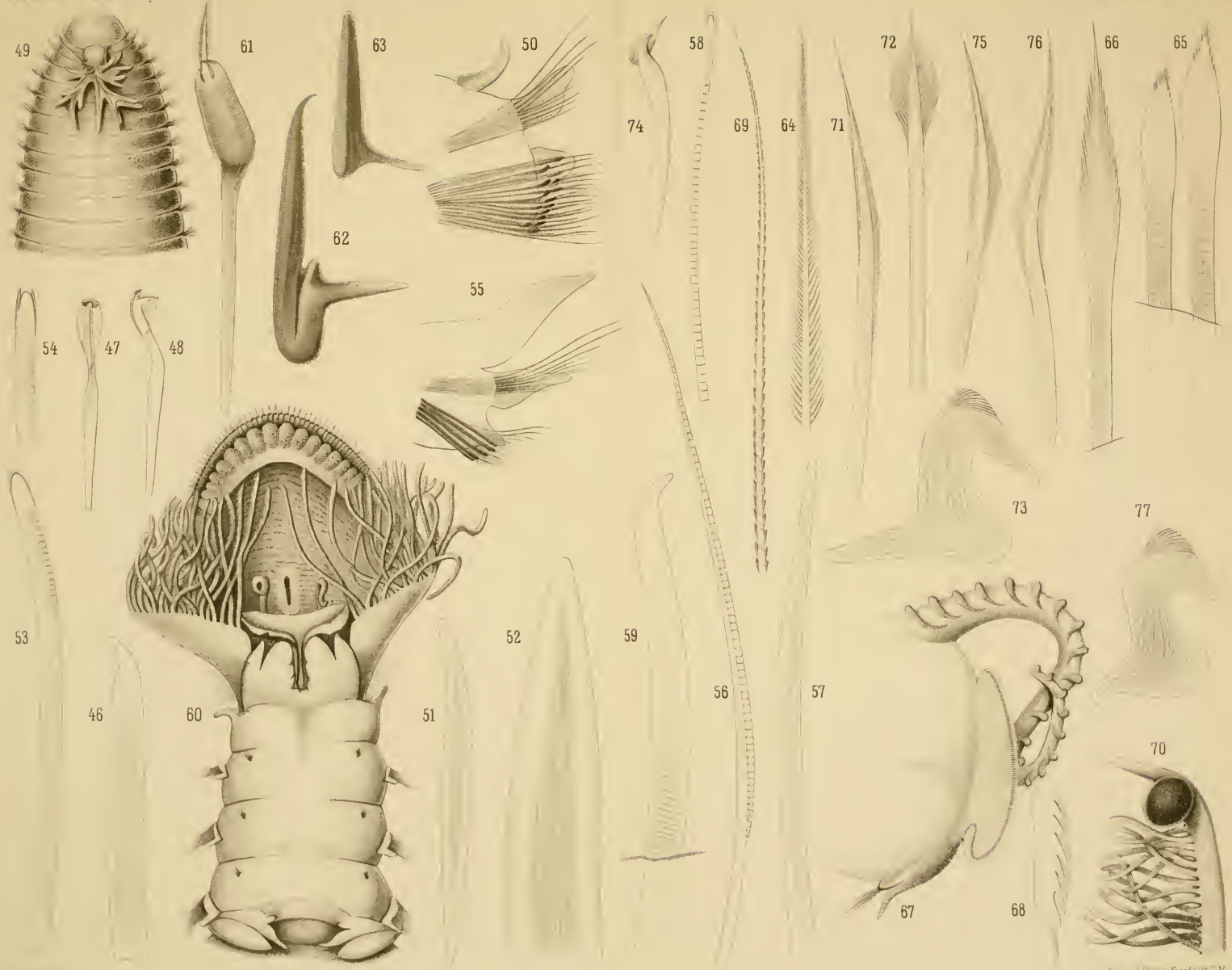
ONTOGÉNIE DE PERCA FLUVIATILIS (COUPES.)



Ch. Gravier del. Werner & Winter Frankfurt a/M.

ANNELIDES POLYCHÈTES DE PAYTA (PÉROU)

ANNÉLIDES POLYCHÈTES DE PAYTA (PÉROU)



ANNELIDES POLYCHETES DE PAYTA (PEROU)

MBL/WHOI LIBRARY
WH 17NL F